



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Facultad de Ciencias Biológicas

Escuela Profesional de Ciencias Biológicas

Estado taxonómico de *Akodon aerosus baliolus*

(Cricetidae: sigmodontinae)

TESIS

**Para optar el Título Profesional de Bióloga con mención en
Zoología**

AUTOR

Betsy Dominga INCHE ARROYO

ASESOR

Víctor Raúl PACHECO TORRES

Lima, Perú

2019

AGRADECIMIENTOS

A mi familia por su gran apoyo y comprensión, principalmente a mis padres, Jesús Inche Arias y Liz Arroyo Luján por su ejemplo, perseverancia, humildad y por ser quienes me dieron la oportunidad estudiar en esta prestigiosa Universidad y ser parte de esta grandiosa profesión.

A mi asesor, el Dr. Víctor Pacheco Torres por darme la oportunidad de formar parte del Departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural de la U.N.M.S.M. y por impulsar mi avance y desarrollo en la taxonomía. Asimismo, a la Blga. Dennisse Ruelas por su tiempo en las revisiones y conocimientos de herramientas informáticas, así también a la Blga. Pamela Sánchez por su colaboración con las herramientas estadísticas.

Agradecer también a Miguel Pinto y Pablo Moreno del Museo de Historia Natural Gustavo Orcés, a Jorge Brito del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, a Santiago Burneo del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ) y a las instituciones correspondientes por facilitarme la revisión de especímenes claves para este proyecto; asimismo, a Bruce Patterson del Field Museum of Natural History de Chicago, Estados Unidos y al The British Museum de Londres, Reino Unido por facilitarme la galería fotográfica de los holotipos.

Y a mis compañeros del Departamento de Mastozoología por hacer ameno el ambiente de trabajo y los viajes compartidos.

Esta tesis fue financiada por el Programa Nacional de Innovación para la Competitividad y Productividad (Innóvate Perú), de acuerdo al contrato 402-PNICP-PIBA-2014.

ÍNDICE GENERAL

1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. MARCO TEÓRICO	4
3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.....	8
3.1. Hipótesis.....	8
3.2. Objetivo general	8
3.3. Objetivos específicos.....	8
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
4.1. Especímenes analizados.....	9
4.2. Análisis morfológico	9
4.3. Análisis morfométricos	10
4.3.1. Análisis de variación no geográfica.....	12
4.3.2. Análisis de variación inter-específica.....	12
4.4. Análisis molecular	13
5. RESULTADOS	15
5.1. Análisis morfológico	15
5.2. Análisis morfométrico	21
5.2.1. Análisis de variación no geográfica.....	23
5.2.2. Análisis de variación inter-específica.....	24
5.3. Análisis molecular	29
5.4. Distribución geográfica	32
5.5. Taxonomía.....	34
6. DISCUSIÓN	39
7. CONCLUSIONES	43
8. RECOMENDACIONES	44
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	45
10. ANEXOS.....	54
10.1. Anexo 1	54
10.2. Anexo 2	55

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Diferencias morfológicas entre <i>Akodon baliolus</i> , <i>Akodon aerosus</i> y <i>Akodon surdus</i>	15
Tabla 2. Valores de media y desviación estándar (superior), rango de medidas y número de individuos (inferior) de <i>Akodon baliolus</i> , <i>Akodon aerosus</i> y <i>Akodon surdus</i>	22
Tabla 3. Nivel de significancia del Test univariante de normalidad de Shapiro-Wilk para las 12 variables analizadas. En negrita se muestra las medidas que no presentan distribución normal.....	23
Tabla 4. Valores de significancia de los Análisis Multivariados de Varianza realizados para los especímenes de <i>Akodon baliolus</i>	24
Tabla 5. Valores obtenidos de las pruebas KMO y Bartlett previos al Análisis de Componentes Principales.....	24
Tabla 6. Coeficientes de las variables, varianza explicada y varianza acumulada para los tres primeros componentes.....	25
Tabla 7. Coeficientes de las variables, autovalores, varianza explicada y varianza acumulada para los componentes 1 y 2.....	28
Tabla 8. Porcentaje de distancias genéticas y de desviación estándar (*) entre las especies <i>A. aerosus</i> , <i>A. baliolus</i> y <i>A. surdus</i> y % de distancias intraespecíficas.....	32

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Cariotipo y relaciones filogenéticas de <i>Akodon baliolus</i>	6
Figura 2. Medidas craneales tomadas de los especímenes revisados.....	12
Figura 3. Comparación de la vista dorsal y ventral del pelaje entre (a) <i>Akodon aerosus</i> , (b) <i>Akodon baliolus</i> y (c) <i>Akodon surdus</i>	17
Figura 4. Comparación de la vista ventral de la parte anterior de la cola y patas entre: a) <i>Akodon aerosus</i> (BMNH 99.9.9.105), b) <i>Akodon baliolus</i> (MUSM 35041) y c) <i>Akodon surdus</i> (16870).....	18
Figura 5. Comparación de la vista ventral y dorsal del cráneo entre <i>Akodon aerosus</i> , <i>Akodon baliolus</i> y <i>Akodon surdus</i>	19
Figura 6. Comparación de la vista lateral del cráneo entre <i>Akodon aerosus</i> , <i>Akodon baliolus</i> y <i>Akodon surdus</i>	20
Figura 7. Comparación de la vista lateral de la mandíbula entre <i>Akodon aerosus</i> (a), <i>Akodon baliolus</i> (b) y <i>Akodon surdus</i> (c).....	21
Figura 8. Diagrama de dispersión de los CP1 y CP2 entre <i>Akodon aerosus</i> (color azul), <i>Akodon baliolus</i> (color plomo) y <i>Akodon surdus</i> (color verde).....	26
Figura 9. Diagrama de dispersión de los CP1 y CP3 entre <i>Akodon aerosus</i> (color azul), <i>Akodon baliolus</i> (color plomo) y <i>Akodon surdus</i> (color verde).....	27
Figura 10. Diagrama de dispersión de los CP2 y CP3 entre <i>Akodon aerosus</i> (color azul), <i>Akodon baliolus</i> (color plomo) y <i>Akodon surdus</i> (color verde).....	27
Figura 11. Diagrama de dispersión de los componentes de variables canónicas (VC1 y VC2) entre <i>Akodon aerosus</i> , <i>Akodon baliolus</i> y <i>Akodon surdus</i>	29
Figura 12. Grupo <i>A. aerosus</i> recuperado en el cladograma obtenido del análisis sobre el criterio de Máxima Verosimilitud con el gen citocromo b.....	30

Figura 13. Grupo <i>A. aerosus</i> recuperado en el cladograma obtenido del análisis de Inferencia Bayesiana con el gen citocromo b.....	31
Figura 14. Mapa de distribución de <i>Akodon aerosus</i> (triángulo rojo), <i>Akodon baliolus</i> (cuadrados azules) y <i>Akodon surdus</i> (círculo fucsia).....	33

RESUMEN

En análisis moleculares recientes, el ratón campestre cobrizo, *Akodon aerosus*, incluye dos subespecies, *A. a. aerosus* y *A. a. baliolus*, esta última restringida a las Yungas y bosques premontanos de la región de Puno. Sin embargo, los análisis moleculares, cariológicos y morfológicos previos proporcionan evidencia de que *A. a. baliolus* es distinguible en esos data sets de *A. a. aerosus* s.s. En base a ello, *A. baliolus* es tratada aquí como una especie válida y sustentada mediante un análisis morfológico, morfométrico y molecular, comparándose con *Akodon aerosus* s.s. y *Akodon surdus*. Se examinaron diferencias cualitativas y se midieron 12 variables craneales de 72 muestras de *A. baliolus*, 14 de *A. aerosus* y 13 de *A. surdus*, incluyéndose fotos digitales de los holotipos. Los análisis estadísticos y ACP respaldaron los resultados morfológicos de las diferencias craneales encontradas como el ancho de la muesca cigomática, alcance posterior del foramen incisivo, ancho de la fosa mesopterigoidea, entre otros caracteres. Asimismo, los análisis moleculares empleando al citocromo b encontraron una distancia genética de 6.7 % entre *A. baliolus* y *A. aerosus* y de 8.86 % entre *A. baliolus* y *A. surdus*. En conclusión, *Akodon baliolus* es considerada como una especie válida; por lo que la especie es re-descrita y comparada con otras especies con-genéricas.

Palabras clave: *Akodon baliolus*, *Akodon aerosus*, Ecuador, Cusco, Puno, taxonomía.

ABSTRACT

Recent molecular analysis, the Highland grass mouse, *Akodon aerosus*, contains two subspecies, *A. a. aerosus* y *A. a. baliolus*, but the latter restricted from the Yungas forest to premontane forest of the Puno región. However, previous molecular, karyological and morphological analyzes provide evidence that *A. a. baliolus* is distinguishable in those data sets of *A. a. aerosus* s.s. Based on this, *A. baliolus* is treated here as a valid species and supported by morphological, morphometric and molecular analysis comparing it with *Akodon aerosus* s.s. y *Akodon surdus*. The qualitative differences were examined and 12 cranial variables were measured for 72 specimens of *A. baliolus*, 14 of *A. aerosus* and 13 of *A. surdus*, including digital photos of holotypes. The statistical and ACP analyzes supported the morphological results of the cranial differences found as the width of the zygomatic notch, posterior border of the incisive foramina, width of the mesopterygoid fossa, among other characters. Also, molecular analyzes using cytochrome b found genetic distance from 6.7% between *A. baliolus* and *A. aerosus* to 8.86% between *A. baliolus* and *A. surdus*. In conclusion, *Akodon baliolus* is considered a valid species, therefore, is re-described and compared with other con-generic species.

Keywords: *Akodon baliolus*, *Akodon aerosus*, Ecuador, Cusco, Puno, taxonomy.

1. INTRODUCCIÓN

Los roedores sigmodontinos del género *Akodon* (Meyen 1833), son uno de los grupos más especiosos y morfológicamente complejos. Ellos ocupan diversos tipos de hábitats desde zonas áridas, bosques húmedos, hasta la puna con excepción de zonas bajas de la cuenca amazónica (Patton *et al.*, 2015; Montes, 2007; Myers & Patton, 1989a; Myers y Patton, 1989b) y una elevación que va desde los 900 hasta 2400 m. Actualmente, este género contiene 40 especies reconocidas y varias aún no descritas (Patton *et al.* 2015, Jiménez y Pacheco, 2016). Con respecto a sus patrones morfológicos, diversos autores han dividido al género *Akodon* en cinco grupos de especies: *A. aerosus*, *A. boliviensis*, *A. cursor*, *A. dolores*, *A. varius* (Patton & Smith, 1992b; Smith & Patton, 2007; Jayat *et al.*, 2010; Coyner, 2010; Coyner *et al.*, 2013; Patton *et al.*, 2015) y su composición de especies ha variado en base a diversos estudios.

El grupo *A. aerosus*, inicialmente propuesto por Patton y Smith (1992a), incluía a 6 especies distribuidas en Perú, pero actualmente está conformado por 11 especies, entre ellas: *Akodon aerosus* Thomas, 1913; *Akodon surdus* Thomas, 1917; *Akodon albiventer* Thomas, 1897; *Akodon mollis* Thomas, 1894; *Akodon torques* Thomas, 1917; *Akodon orophillus* Osgood, 1913; *Akodon josemariarguedasi* Jiménez, Pacheco y Vivas, 2013; *Akodon kotosh* Jiménez y Pacheco, 2016; *Akodon budini* Thomas, 1918; *Akodon siberiae* Myers y Patton, 1989 y *Akodon affinis* Allen, 1912 (Smith y Patton, 2007; Coyner, 2010; Coyner *et al.*, 2013; Pardiñas *et al.*, 2015; Jiménez *et al.*, 2013; Jiménez y Pacheco, 2016).

De estas especies, *Akodon aerosus* se distribuye a lo largo de la vertiente oriental de los Andes desde el norte de Ecuador hasta el centro de Bolivia, entre los 1000 y 2400 m (Jayat *et al.*, 2010; Anderson, 1997; Patton y Smith, 1992a) y desde su descripción, su posición taxonómica ha sido revisada mediante análisis moleculares (Smith y Patton, 1991; Patton y Smith, 1992a y 1992b; Smith y Patton, 1993 y 2007;

Jayat *et al.*, 2010; Coyner, 2010; Coyner *et al.*, 2013). En su acepción actual (Pardiñas *et al.*, 2015) se reconocen dos subespecies, *A. a. aerosus* Thomas 1913 y *A. a. baliolus* Osgood 1915, esta última ha sido discutida por varios autores respecto a su situación subespecífica o validez como especie plena basados en análisis del gen citocromo b y su carga cromosómica variable en relación a especímenes de *Akodon aerosus* de las localidades de Ayacucho, Cusco y Junín en Perú (Smith y Patton, 1991; Patton y Smith 1992a, 1992b; Smith y Patton, 1993 y 2007; Jayat *et al.*, 2010; Coyner *et al.*, 2013). Sin embargo, no se ha considerado que *Akodon baliolus* Osgood 1915 (BMNH 99.9.9.105), el holotipo, ha sido descrito en base a un individuo juvenil, cuyos caracteres no han sido diferenciados completamente.

A nivel morfológico y morfométrico, Moreno y Albuja (2005) revisaron especímenes de *Akodon orophilus* y con fines comparativos especímenes de *Akodon aerosus* de Ecuador; sin embargo, las poblaciones de *Akodon aerosus* de Perú no han sido revisadas.

Los estudios moleculares utilizando el citocromo b (Smith y Patton, 1991; Patton y Smith, 1992b; Smith y Patton, 1993 y 2007; Jayat *et al.*, 2010; Coyner, 2010; Coyner *et al.*, 2013) y las proteínas nucleares dentina y tirotrópina (Coyner *et al.*, 2013) sugieren que *A. baliolus* debe ser considerada como una especie válida y con distancias genéticas mayores al 6% respecto a *A. aerosus*. Adicional a esto, estudios cariológicos realizados por Patton *et al.* (1990) y Patton y Smith (1992a) muestran variaciones cromosómicas en el número diploide dentro de las poblaciones de *A. aerosus* de Perú (para Ayacucho $2n=40$, Cusco $2n=22$ y para Puno $2n=38$). Asimismo, Pacheco *et al.* (2011) sugirieron a *A. baliolus* como especie válida basados en análisis moleculares y cariológicos previos, adicionando un carácter morfológico basado en una observación preliminar de cráneos de especímenes de *A. baliolus*.

Se tiene en cuenta también que las poblaciones asignadas a *A. aerosus* en Perú no están caracterizadas morfológicamente y esto conlleva a un diagnóstico descriptivo que difiere de *Akodon aerosus*, resaltando que su amplia distribución comprende al menos dos posibles barreras geográficas para mamíferos menores no voladores

Considerando las evidencias morfológicas, moleculares, la distribución geográfica y los cariotipos, en esta tesis se evaluó el estado taxonómico de *Akodon baliolus* para resolver su posición taxonómica actual como especie no sinónima de *Akodon aerosus*.

2. MARCO TEÓRICO

El género *Akodon* Meyen 1833, es uno de los géneros más diversos de la tribu Akodontini de la subfamilia Sigmodontinae, además de uno de los más diversos del Neotrópico, cuya compleja taxonomía ha sido estudiada por diversos investigadores (Barros *et al.*, 2009; Jayat *et al.*, 2010; Myers, 1989; Myers *et al.*, 1990; Pardiñas *et al.*, 2005; Pardiñas *et al.*, 2006; Patton y Smith, 1992a; Reig, 1987; Smith y Patton, 2007, Patton *et al.*, 2015). Actualmente se reconocen 40 especies (Christoff *et al.*, 2000, Geise *et al.*, 1998; Musser y Carleton, 2005; Patton *et al.*, 2015; Jiménez y Pacheco, 2016), distribuidas en diversos hábitats desde zonas áridas, bosques tropicales y subtropicales, páramos, entre otros (Myers y Patton, 1989a; Patton *et al.*, 2015). El género actualmente es considerado monofilético y se divide en cinco grupos de especies de acuerdo a su morfología: grupo *A. aerosus*, grupo *A. boliviensis*, grupo *A. cursor*, grupo *A. varius*, grupo *A. dolores* (Braun *et al.*, 2008; Geise *et al.*, 2001; Smith y Patton, 2007; Jayat *et al.*, 2010; Coyner, 2010; Coyner *et al.*, 2013; Patton *et al.*, 2015). El grupo *A. aerosus* es un grupo parafilético que incluye miembros del grupo *A. cursor* (Patton y Smith, 1992a; Smith y Patton, 2007; Coyner, 2013), cuyo agrupamiento principalmente se basa en análisis moleculares realizados con el gen citocromo que sugieren además la compleja taxonomía de algunas especies del grupo *A. aerosus* debido a su poca revisión (Patton y Smith, 1992b; D'Elía *et al.*, 2007; Smith y Patton, 2007; Coyner, 2010; Coyner *et al.*, 2013; Pardiñas *et al.*, 2016).

En el grupo *A. aerosus*, se reconocen un total de 11 especies descritas (Jiménez *et al.*, 2013; Patton *et al.*, 2015; Jiménez y Pacheco, 2016, Wilson *et al.*, 2017), de las cuales ocho están presentes en el Perú: *Akodon aerosus*, *Akodon surdus*, *Akodon albiventer*, *Akodon mollis*, *Akodon torques*, *Akodon orophillus*, *Akodon josemariarguedasi* y *Akodon kotosh*, las tres últimas revisadas y descritas recientemente (Jiménez *et al.*, 2013; Jiménez y Pacheco, 2016).

La especie nominal del grupo *A. aerosus*, *Akodon aerosus* fue descrita por primera vez por Thomas (1913) a partir de especímenes de Mirador, Baños en la provincia de Tungurahua en Ecuador. Su distribución actual abarca el este de los Andes, desde el norte de Ecuador hasta el centro de Bolivia, distribuyéndose así a lo largo del lado oriental de los Andes peruanos en los bosques montanos entre 1000 y 2400 metros de elevación (Patton y Smith; 1992a; Patton *et al.*, 2015). Para *Akodon aerosus* se reconocen actualmente dos subespecies, *A. a. aerosus* que se distribuiría desde el norte de Ecuador hasta Junín en Perú y *A. a. baliolus* que se distribuye desde la localidad de Inca Mines, en Puno, Perú hacia el Centro de Bolivia en la Provincia de Cercado, Cochabamba (Pardiñas *et al.* 2015)

Akodon aerosus ha sido descrito morfológicamente por algunos autores como parte de análisis comparativos con otros miembros de grupo *aerosus* o miembros del grupo *boliviensis*, basados en especímenes colectados en Perú (Myers, 1990; Jiménez *et al.*, 2013; Patton y Smith, 1992a); asimismo, también su taxonomía ha sido descrita con el gen citocromo b (Coyner, 2010; Coyner *et al.*, 2013; Smith y Patton, 2007; Jayat *et al.*, 2010; Pardiñas *et al.*, 2016). Es preciso tener en cuenta que *Akodon aerosus* es revisado por los autores mencionados en base a especímenes colectados en Perú, especialmente de las localidades de Junín y Cusco.

Osgood (1915) desde la descripción de *Akodon baliolus* menciona además la amplia distancia de distribución de *Akodon aerosus* respecto a la localidad tipo de *A. baliolus*, considerando la poca presencia de especímenes colectados entre la localidad tipo de *A. aerosus* y *A. baliolus* en ese entonces. Patton y Smith (1992a), sugirieron que *Akodon aerosus* representa un complejo de dos o más especies debido a la alta divergencia en las secuencias con *A. baliolus*; además, la divergencia cromosómica presente en poblaciones de *Akodon aerosus* en Perú, se da en el número diploide entre 22 y 40 para Puno ($2n=38$), correspondientes a *A.*

baliolus, Cusco ($2n=22$) y Ayacucho ($2n=40$), que muestran una alta divergencia molecular y cromosómica (Patton y Smith, 1992; Patton *et al.*, 1990; ver Figura 1). Estudios posteriores basados en gen citocromo b sugirieron, por diversos investigadores, que *A. baliolus* es una especie válida (Smith y Patton, 1991; Patton y Smith, 1992a; Smith y Patton, 1993; Smith y Patton, 1997; Jayat *et al.*, 2010; Coyner *et al.*, 2013); sin embargo, no se considera como tal.

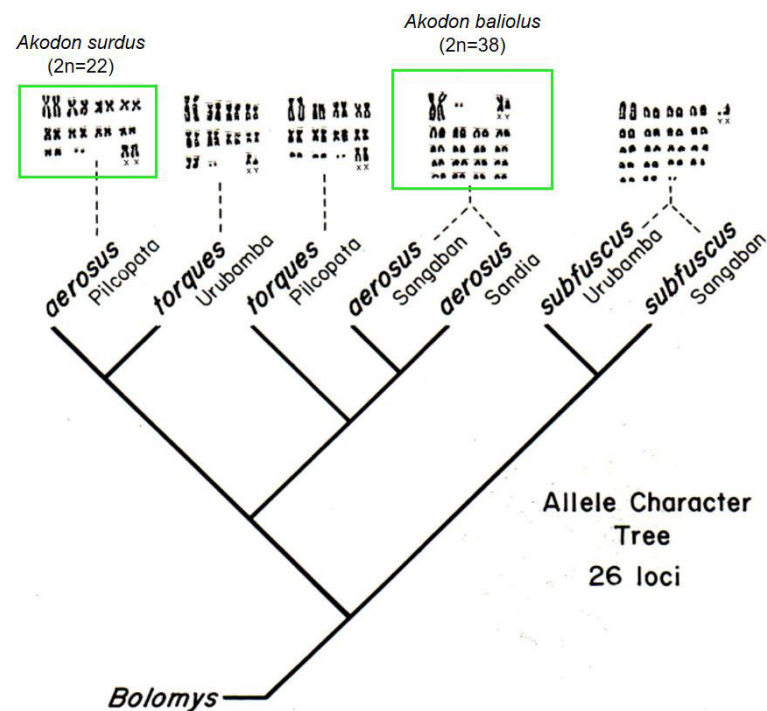


Figura 1. Cariotipo y relaciones filogenéticas de *Akodon baliolus*. Fuente: Imagen tomada de Patton *et al.*, 1990.

Pacheco *et al.* (2011) reconoce a *A. baliolus* como especie válida, basado en los datos moleculares y cariotípicos; además hace referencia a un carácter que diferenciaría a *A. baliolus* de *A. aerosus*, mencionando que el margen posterior de sus nasales no se extiende más allá de sus premaxilares. Por otro lado, Patton *et al.* (1990), consideraron que *Akodon surdus* era un sinónimo de *Akodon aerosus*, describiendo así que *A. baliolus* se distribuía en los tributarios del río Inambari y *A. surdus* en el valle de Urubamba. Actualmente, se considera a *Akodon surdus* como

especie válida del grupo *A. aerosus* y que se distribuye en Cusco, Perú (Pardiñas *et al.* 2015, Jiménez *et al.* 2013) relacionado así muy cercanamente a la distribución de *A. a. aerosus* y *A. a. baliolus*.

3. HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

3.1. Hipótesis

Akodon baliolus es una especie válida por lo cual las diferencias morfológicas y moleculares constituyen un soporte suficiente para diferenciarlo de poblaciones de *Akodon aerosus*.

3.2. Objetivo general

- Determinar el estado taxonómico actual de *Akodon baliolus* Osgood 1915.

3.3. Objetivos específicos

- Analizar los caracteres morfológicos externos y cráneo-dentales de *Akodon baliolus* y compararlo con *Akodon aerosus*.
- Determinar las diferencias de caracteres morfológicos y morfométricos en relación a la edad y sexo de *Akodon baliolus* y *Akodon aerosus*.
- Determinar el rango de distribución actual de *Akodon baliolus*.
- Determinar las relaciones filogenéticas de *Akodon baliolus* usando el gen mitocondrial citocromo b (cyt-b) respecto a otros miembros del grupo *A. aerosus*.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Especímenes analizados

Se examinaron un total de 72 especímenes de *Akodon baliolus* provenientes de los departamentos de Cusco y Puno (Perú) y 14 especímenes de *Akodon aerosus* de Ecuador, adicionalmente y con fines comparativos se incluyeron 13 especímenes de *Akodon surdus* (Anexo 1). Los especímenes se encuentran depositados en el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MUSM), Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ), Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (MECN) y el Museo de Historia Natural Gustavo Orcés V (MHNGO). Adicionalmente, se revisó la galería fotográfica de los holotipos de *Akodon aerosus* (BMNH 99.9.9.105) del The British Museum y *Akodon baliolus* (FMNH 20108) del Field Museum of Natural History.

4.2. Análisis morfológico

Los caracteres cualitativos externos y cráneo-dentales se determinaron siguiendo las terminologías empleadas por Voss (1988), Myers (1989), Myers *et al.* (1990), Myers y Patton (1989 b), Pacheco (2003), Patton y Smith (1992a), Jiménez *et al.* (2013), Jiménez y Pacheco (2016). Para la nomenclatura dental se siguió a Reig (1987). La edad relativa de los especímenes se determinó observando el grado de desarrollo y desgaste de los molares, siguiendo el criterio de Myers (1989) para *Akodon*, la cual se describe a continuación:

- Edad 1: Individuos en los que el tercer molar no ha terminado de brotar o no presentan desgaste alguno.
- Edad 2: Individuos cuyo tercer molar ha brotado completamente y cuyos flexos y conos se observan sin menor desgaste. Tienen la corona alta.
- Edad 3: Individuos en los que se observa un poco desgaste de conos y aún son distinguibles los flexos. La corona presenta poco desgaste.

- Edad 4: Individuos cuyo desgaste de flexos es mayor y poco distinguible. La corona aún presenta desgaste mínimo.
- Edad 5: Individuos cuyos molares tienen un mayor desgaste dentario, con corona baja y en este caso no es posible la observación de flexos y conos.

La determinación y corroboración de las especies fue realizada usando claves taxonómicas (Pardiñas *et al.*, 2015), descripciones originales y por comparaciones morfológicas con los holotipos (Thomas, 1913; Osgood, 1915; Thomas, 1917), considerando además la cercanía geográfica a las localidades tipo de cada especie.

4.3. Análisis morfométricos

Los análisis morfométricos fueron realizados en individuos adultos de edades 3, 4 y 5 (en edad 3, 4 y 5 para *Akodon baliolus* y en edad 4 y 5 para *Akodon aerosus* y *Akodon surdus* debido a que no se tienen especímenes de edad 3), en los cuales los caracteres craneales están ya diferenciados (Myers *et al.*, 1990; Jiménez *et al.*, 2013). Se tomaron doce medidas cráneo-dentales siguiendo la terminología de Voss (1988), Carleton y Musser (1989), Myers *et al.* (1990), Luna y Pacheco (2002), Geise *et al.* (2005), Jiménez y Pacheco (2016), los cuales se detallan a continuación (Figura 2):

- Longitud del puente palatino (LPP): Medida obtenida desde el margen posterior distal del foramen incisivo hasta el margen más anterior de la fosa mesopterigoidea.
- Longitud de la hilera dental maxilar (LHMX): Medida obtenida de la longitud máxima de la hilera dental maxilar tomada en la corona anterior del M1 y la corona posterior del M3.
- Ancho del primer molar (APM): Medida del ancho máximo del primer molar obtenida entre las cúspides del paracono y protocono.

- Ancho entre molares maxilares (AMM): Medida obtenida entre los paraconos de los primeros molares maxilares.
- Longitud del nasal (LN): Largo máximo obtenido entre la parte posterior y anterior del nasal.
- Ancho rostral (AR): Distancia obtenida desde los bordes externos del rostrum.
- Ancho interorbital (AIO): Distancia mínima obtenida a través de los frontales, entre los bordes anteriores de los orbitales.
- Longitud del arco zigomático (LAZ): Distancia máxima obtenida dentro del arco zigomático.
- Ancho de zigomático (AZ): Distancia máxima obtenida entre los bordes externos de los arcos zigomáticos.
- Ancho del cráneo (ACR): Distancia máxima obtenida entre las raíces superiores de los escamosos.
- Ancho lamboidal (AL): Distancia máxima obtenida entre los bordes externos de las crestas lamboidales.
- Ancho del nasal (AN): Distancia máxima obtenida entre los bordes laterales del nasal.

Las medidas se realizaron con un calipers digital Ubermann (error: ± 0.01 mm). Las medidas externas (longitud total, longitud de la cola, longitud de la pata posterior y longitud de la oreja) y el peso se tomaron de las etiquetas de los especímenes.

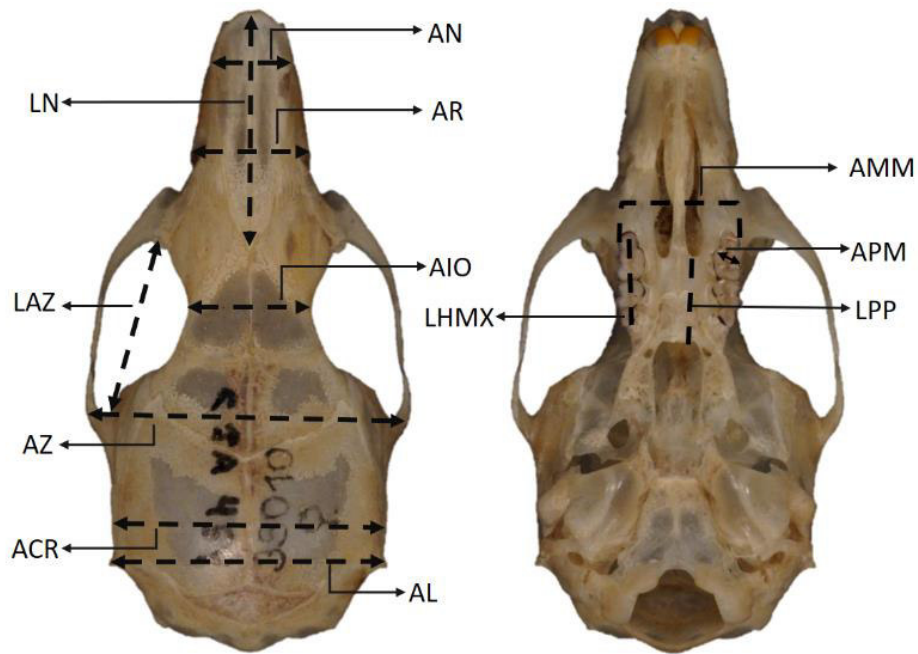


Figura 2. Medidas craneales tomadas de los especímenes revisados. Las abreviaciones se encuentran en material y métodos.

La homogeneidad y normalidad de varianzas de cada una de las variables se obtuvieron mediante las pruebas de Shapiro-Wilk, debido a su nivel de detección respecto a otras pruebas de normalidad (Pedrosa *et al.* 2014) para luego ser transformadas a su logaritmo natural (LN) para los análisis de pruebas multivariadas (Field, 2009). Estos análisis se realizaron en los programas estadísticos SPSS 24.0. y PAST 2.17c.

4.3.1. Análisis de variación no geográfica

Se evaluaron las diferencias entre las edades y el sexo por cada especie mediante un análisis Multivariado de Varianza (MANOVA) para verificar si hay alguna variación dentro de estos factores que influyen la variabilidad en cada una de las especies (Jiménez *et al.*, 2013, Jiménez y Pacheco, 2016).

4.3.2. Análisis de variación inter-específica.

Se empleó el Análisis de Componentes Principales (ACP) para detectar la variación en tamaño, forma y el grado de homogeneidad de las especies usando las 12

variables cráneo-dentales de *Akodon aerosus s.s.*, *Akodon baliolus* y *Akodon surdus* cuyo agrupamiento se realizó basado en las diferencias morfológicas (Adbi & Williams, 2010; Jolliffe, 2002). Previamente se realizó el análisis de esfericidad de Bartlett y la prueba de Kayser-Meyer-Olkin (KMO) para determinar si el modelo factorial utilizado es el adecuado y significativo. Adicionalmente se realizó un Análisis de variables canónicas o AVC (Badii *et al.* 2007). Para estos análisis se ha empleado el programa estadístico SPSS 23.0 para Windows.

En base a los resultados obtenidos del análisis de variación no geográfica; individuos de las edades 3, 4 y 5 de hembras y machos han sido considerados para los Análisis de Componentes Principales (ACP). Para estos análisis se emplearon 39 especímenes de *Akodon baliolus*, 4 especímenes de *Akodon aerosus* y 13 especímenes de *Akodon surdus*.

4.4. Análisis molecular

El ADN fue obtenido a partir de muestras de hígado, músculo y pieles de la colección de muestras depositadas en el Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Para la extracción del ADN se empleó el kit de extracción High Pure PCR Template Preparation Kit (Roche Molecular Systems, Inc., USA). La amplificación de citocromo b (cyt b) se realizó empleando los primers MVZ05 (CGAAGCTTGATATGAAAACCATCGTTG) y MVZ16 (AAATAGGAA[A/G]TATCA[T/C]TCTGGTTT[A/G]AT) (Smith and Patton 1993). El perfil térmico empleado en la PCR (Polymerase Chain Reaction) consistió en un paso inicial de denaturación de 94°C por 5 minutos, seguido de 33 ciclos de la PCR (denaturación a 93°C por 1 minuto, annealing a 45°C por 1 minuto y extensión a 72°C por 1.5 minutos) y un paso final de extensión a 72°C por 10 minutos (Smith y Patton 1993). Los procedimientos de extracción y amplificación del ADN se realizaron en el Laboratorio de Biología Evolutiva del Departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural de la U.N.M.S.M. Los productos de la

PCR fueron enviados a Macrogen (Macrogen Inc., Korea) para su secuenciamiento. Las secuencias se editaron manualmente en CodonCode Aligner 6.0.2 (CodonCode Corporation, Dedham, EE.UU.) y se alinearon con Clustal W implementado en MEGA 7.0.14 (Kumar *et al.*, 2016).

Se obtuvo secuencias del gen mitocondrial citocromo b de ocho especímenes de *Akodon baliolus*, dos de *A. aerosus s.s.* y uno de *A. surdus*. Las secuencias obtenidas se depositaron en GenBank. Para los análisis también se incluyeron 82 secuencias adicionales depositadas en GenBank (Anexo 2).

Para la reconstrucción filogenética se emplearon como grupo externo a *Microryzomys minutus* (MVZ 173975), *Thomasomys daphne* (AF108673), *Oxymycterus nasutus* (EF 661854), *Thaptomys nigrita* (EF 206815) y *Necomys lactens* (EU 260470). El análisis de Máxima Verosimilitud se realizó en el programa IQ-TREE 1.6.8 (Nguyen *et al.* 2015) empleando el modelo GTR+FO+I+G4 previamente encontrados por el programa ultrafast bootstrap (Minh *et al.* 2013). Se empleó 10000 réplicas no paramétricas para encontrar el mejor árbol y calcular el soporte de bootstrap (SB). El análisis de inferencia Bayesiana se realizó usando el programa MrBayes 3.2.6 (Ronquist y Huelsenbeck 2003) usando el modelo TrN+I+G, con 10000000 de generaciones y un burn-in del 25%, los árboles restantes fueron usados para construir un árbol consenso por orden de mayoría (50%) y para obtener las probabilidades (PP) para cada clado.

5. RESULTADOS

5.1. Análisis morfológico

Los análisis morfológicos realizados para *Akodon aerosus*, *Akodon baliolus* y *Akodon surdus* indican que existen diferencias morfológicas que permiten distinguirlos a nivel de especie (Tabla 1, Figura 3-7).

Tabla 1. Diferencias morfológicas entre *Akodon baliolus*, *Akodon aerosus* y *Akodon surdus*.

CARACTERES	<i>Akodon baliolus</i>	<i>Akodon aerosus</i>	<i>Akodon surdus</i>
Externos			
Coloración del pelaje	Marrón grisáceo oscuro, base del cuello más negruzco	Marrón oscuro, más pálido ventralmente	Gris oliváceo oscuro (cerca de la cresta "sepia")
Coloración de las patas	Marrón negruzco con menos contraste con las partes anteriores	Marrón oscuro con contraste con las partes anteriores	Marrón grisáceo, negruzco ventralmente
Patas traseras	Delgadas	Anchas	Anchas
Orejas	Marrón negruzco	Marrón oscuro	Marrón grisáceo oscuro
Coloración de la cola	Marrón negruzco con pelos blancos ventralmente	Marrón oscuro con poco contraste ventralmente	Marrón oscuro, ventralmente más claro
Vibrisas	Muy largas	Largas	Largas
Craneales			
Cráneo (Vista lateral)	Convexo	Convexo	Muy convexo
Muesca cigomática	Amplio y poco profundo	Muy amplio y profunda	Angosta y no profunda
Rostrum	Muy Ancho	Ancho	Ancho

Interorbital	Angosto	Amplio	Amplio
Incisivo superior	Ortodonte	Opistodonte	Ligeramente ortodonte
Foramen incisivo	Angosto y largo	Amplio y largo	Amplio y corto
Posterior del foramen incisivo	Alcanza el paracono hasta su parte posterior	Alcanza el paracono hasta su parte media	No alcanza el paracono
Paladar	Corto	Largo	Largo
Fosa mesopterigoidea	En forma de lira poco pronunciado	En forma de lira pronunciado	En forma de "U"
Placa cigomática	Poco ancho	Ancho	Poco ancho
Borde anterior de la placa cigomática	Ligeramente cóncavo	Ligeramente cóncavo	Borde vertical
Angulo anterior superior de la placa cigomática	Ligeramente agudo	Agudo	Recto
Longitud del nasal	Largo	Muy largo	Largo
Ancho del nasal	Ancho	Muy ancho	Ancho
Arco cigomático	Muy largo	Largo	Poco largo
Proceso coronoides	Largo	Corto	Largo
Proceso condilar	Ancho	Angosto	Muy ancho
Alcance del proceso condilar	Mucho más largo que el proceso angular	Más largo que el proceso angular	Mucho más largo que el proceso angular

Figura 3. Comparación de la vista dorsal y ventral del pelaje entre (a) *Akodon aerosus*, (b) *Akodon baliolus* y (c) *Akodon surdus*. Se diferencian las coloraciones más oscuras de pelaje, cola, orejas y patas en *Akodon baliolus*.



Figura 4. Comparación de la vista ventral de la parte anterior de la cola y patas entre: a) *Akodon aerosus* (BMNH 99.9.9.105), b) *Akodon baliolus* (MUSM 35041) y c) *Akodon surdus* (16870). Se observa el ancho de las patas de *A. baliolus* y los pelos blancos en el lado ventral de la cola.



Figura 5. Comparación de la vista ventral y dorsal del cráneo entre *Akodon aerosus*, *Akodon baliolus* y *Akodon surdus*. Vista de izquierda a derecha: a) *Akodon aerosus* (BMNH 99.9.9.105), b) *Akodon baliolus* (MUSM 35010) y c) *Akodon surdus* (MUSM 1741). Imagen superior: vista dorsal del cráneo, se observa el ancho del rostrum, ancho interorbitario y la profundidad y ancho de la muesca cigomática. Imagen inferior: vista ventral del cráneo en la que se puede observar el ancho y largo del foramen incisivo y forma de “lira” o “U” de la fosa mesopterigoidea.

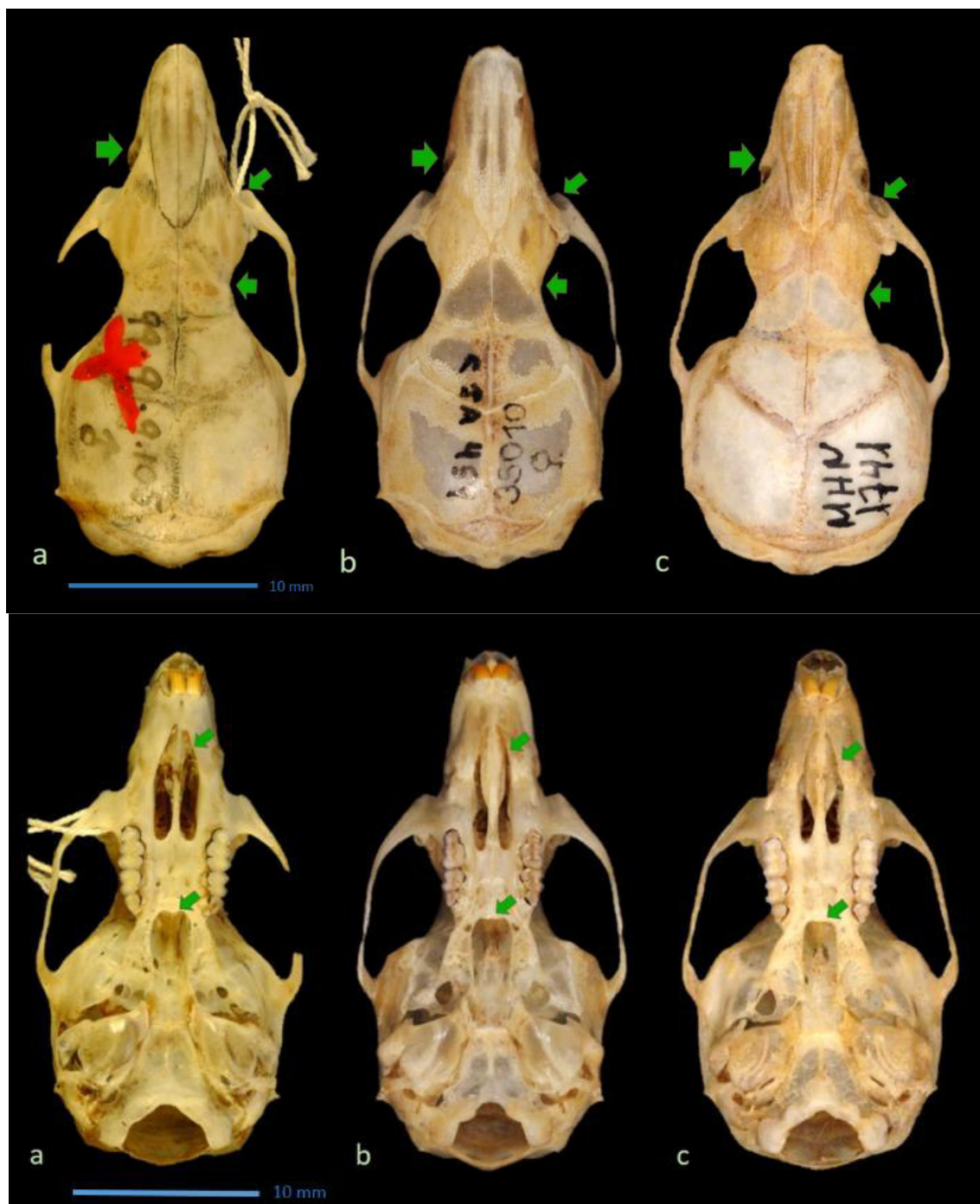


Figura 6. Comparación de la vista lateral del cráneo entre *Akodon aerosus*, *Akodon baliolus* y *Akodon surdus*. Vista de arriba hacia abajo: a) *Akodon aerosus* (BMNH 99.9.9.105), b) *Akodon baliolus* (MUSM 35010) y c) *Akodon surdus* (MUSM 1741). Se observa la forma convexa del cráneo, el ángulo de inclinación de incisivo superior (ortodonte u opistodonte), ángulo anterior-superior de la placa cigomática y el ancho de la placa cigomática.

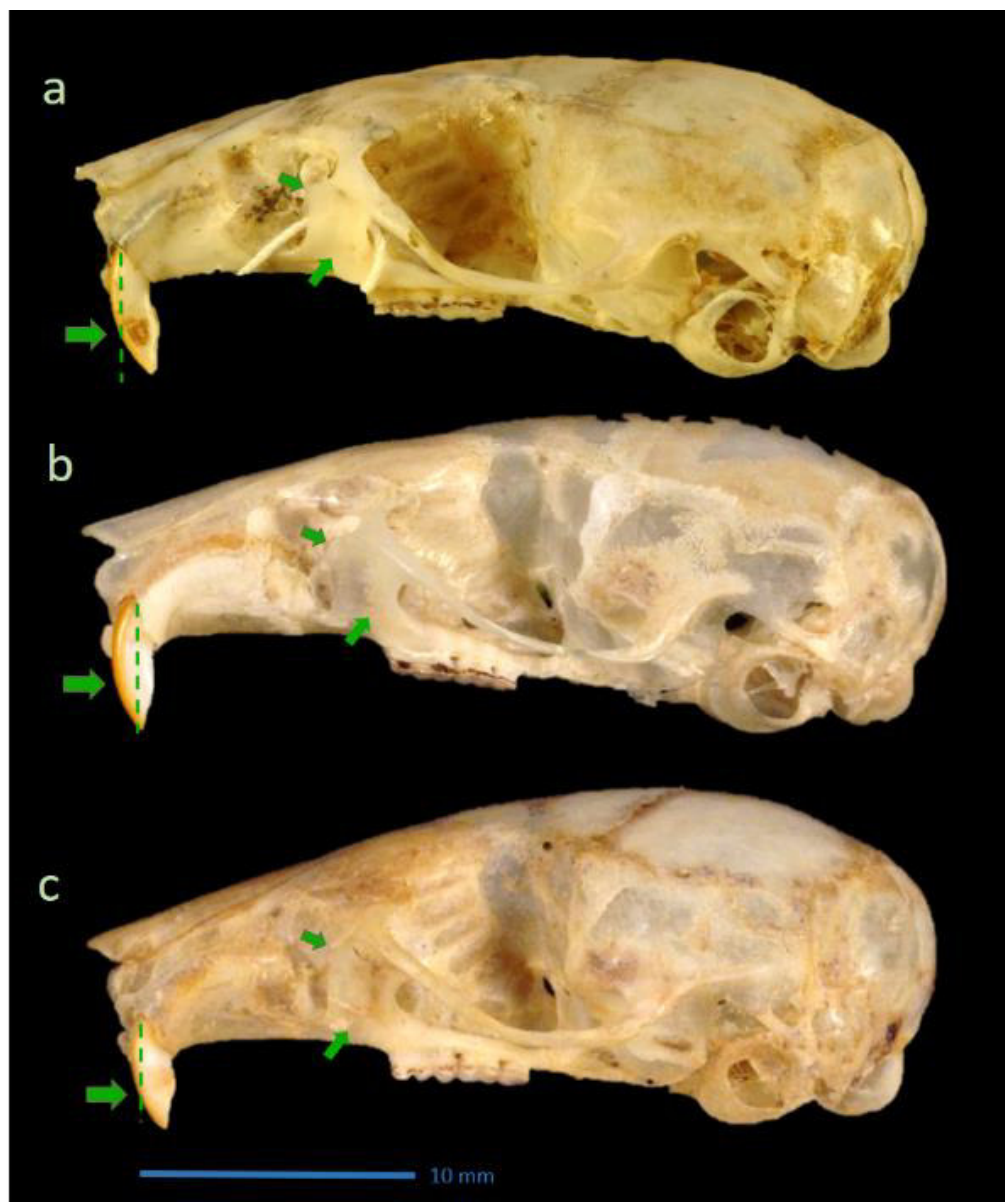
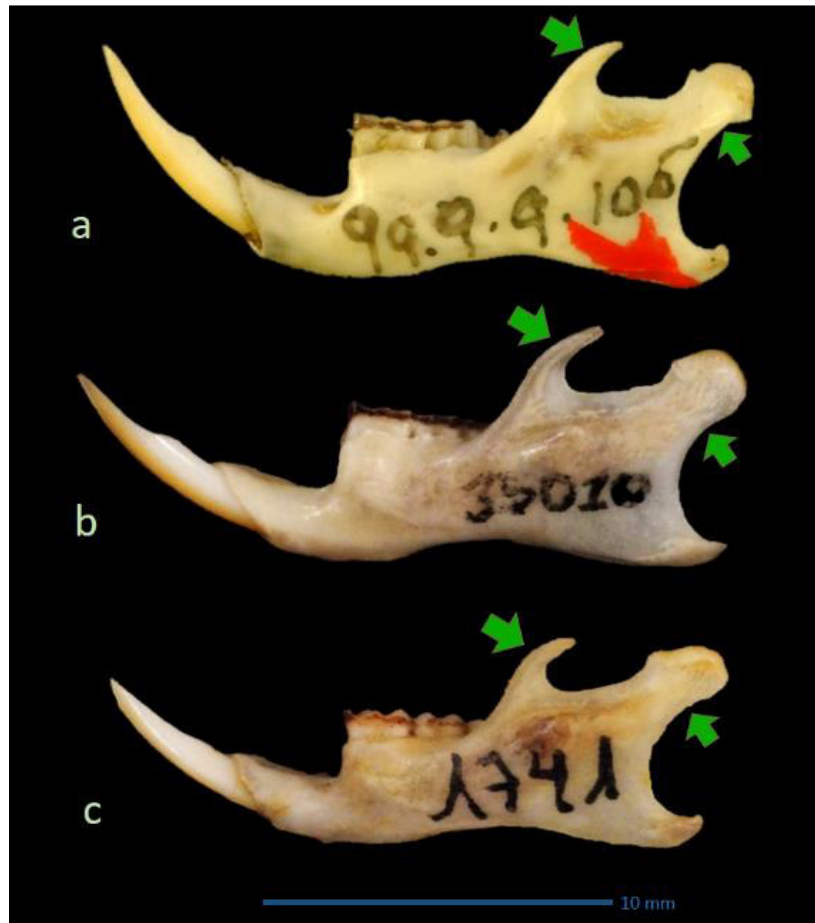


Figura 7. Comparación de la vista lateral de la mandíbula entre *Akodon aerosus* (a), *Akodon baliolus* (b) y *Akodon surdus* (c). Vista de arriba hacia abajo: *Akodon aerosus* (BMNH 99.9.9.105), *Akodon baliolus* (MUSM 35010) y *Akodon surdus* (MUSM 1741). Se puede observar el largo del proceso coronoides, el ancho del proceso condilar y el largo respecto al proceso angular.



5.2. Análisis morfométrico

Se examinaron un total de 39 especímenes de *Akodon baliolus* (adultos de edades 3, 4 y 5); además, 4 especímenes de *Akodon aerosus* y 13 especímenes de *Akodon surdus* (adultos de las edades 4 y 5) (Tabla 2). El análisis de normalidad Shapiro-Wilk muestra que 11 medidas tienen distribución normal para cada una de las

especies (Tabla 3), y se asume su normalidad en la distribución multivariante (Manly 2005), por ello fueron utilizados en los posteriores análisis multivariantes.

Tabla 2. Valores de media y desviación estándar (superior), rango de medidas y número de individuos (inferior) de *Akodon baliolus*, *Akodon aerosus* y *Akodon surdus*.

CARACTERES	<i>Akodon baliolus</i>	<i>Akodon aerosus</i>	<i>Akodon surdus</i>
LPP	3.88±0.29 3.35-4.72(40)	4.15±0.41 3.75-4.71(4)	4.3±0.1 4.16-4.46(13)
LHMX	4.4±0.16 4.13-4.71(40)	4.47±0.27 4.13-4.69(4)	4.47±0.09 4.32-4.59(13)
APM	1.22±0.04 1.15-1.29(40)	1.22±0.08 1.11-1.29(4)	1.25±0.04 1.19-1.32(13)
AMM	5.71±0.17 5.31-6.17(40)	5.31±0.2 5.11-5.53(4)	5.78±0.08 5.63-5.91(13)
LN	10.98±0.44 9.96-11.98(38)	11.34±0.37 10.88-11.67(4)	10.56±0.26 10.03-11.02(13)
AR	5.5±0.25 5.12-6.17(40)	5.12±0.2 4.87-5.32(4)	5.34±0.13 5.13-5.58(13)
AIO	5.49±0.19 5.09-5.93(40)	5.54±0.18 5.27-5.67(4)	5.69±0.14 5.48-5.91(13)
LAZ	9.13±0.3 8.64-9.97(40)	8.98±0.88 8.17-9.76(4)	8.61±0.14 8.4-8.82(13)
AZ	14.79±0.51 13.78-16.37(38)	14.15±1 13.29-15.5(4)	14.21±0.35 13.72-14.75(10)
ACR	12.7±0.31 12.04-13.34(39)	12.6±0.48 12.19-13.28(4)	12.68±0.17 12.32-12.94(13)
AL	12.41±0.33 11.75-13.2(37)	12.15±0.38 11.87-12.72(4)	12.32±0.19 11.95-12.64(13)
AN	3.26±0.13 3.03-3.51(40)	3.36 ± 0.21 3.15 – 3.62(4)	3.21±0.13 2.9-3.37(13)

Tabla 3. Nivel de significancia del Test univariante de normalidad de Shapiro-Wilk para las 12 variables analizadas. Se muestra en **negrita** las medidas que no presentan distribución normal ($P < 0.05$).

Variable	Shapiro-Wilk		
	<i>Akodon baliolus</i>	<i>Akodon aerosus</i>	<i>Akodon surdus</i>
LPP	0.316	0.735	0.277
LHMX	0.351	0.358	0.136
APM	0.46	0.614	0.446
AMM	0.663	0.535	0.684
LN	0.683	0.438	0.897
AR	0.002	0.741	0.802
AIO	0.366	0.046	0.795
LAZ	0.058	0.05	0.121
AZ	0.085	0.464	0.957
ACR	0.329	0.36	0.777
AL	0.76	0.082	0.959
AN	0.314	0.783	0.007

5.2.1. Análisis de variación no geográfica

Se evaluó la variación no geográfica con respecto a la edad y sexo por medio del Análisis Multivariado de la Varianza (MANOVA) para *Akodon baliolus* debido a que cuenta con el mayor número de especímenes en estudio (39) a diferencia de *Akodon aerosus* (4) y *Akodon surdus* (13). Mediante la prueba MANOVA, *A. baliolus* no registra diferencias significativas entre hembras y machos de las edades 3, 4 y 5 (Tabla 4), por ello se asumen la misma tendencia y agrupamiento para *A. aerosus*.

Tabla 4. Valores de significancia de los Análisis Multivariados de Varianza realizados para los especímenes de *Akodon baliolus*. *: nivel de significancia $p < 0.05$.

	Factor	Valor	F	p
Edad	Traza de Pillai	0,966	1,168	0,340
	Lambda de Wilks	0,223	1,307	0,247
	Traza de Hotelling	2,646	1,433	0,185
	Raíz mayor de Roy	2,273	2,842	0,030*
Sexo	Traza de Pillai	0,465	1,014	0,484
	Lambda de Wilks	0,535	1,014	0,484
	Traza de Hotelling	0,869	1,014	0,484
	Raíz mayor de Roy	0,869	1,014	0,484
edad * sexo	Traza de Pillai	0,414	0,326	0,997
	Lambda de Wilks	0,626	0,308	0,998
	Traza de Hotelling	0,532	0,288	0,998
	Raíz mayor de Roy	0,347	0,434	0,924

5.2.2. Análisis de variación inter-específica

Mediante el análisis del Esfericidad de Barlett y la medida de suficiencia de muestreo Kaiser-Meyer-Olkin (KMO) se comprobó que las variables consideradas están correlacionadas y por lo tanto el ACP es factible (Tabla 5).

Tabla 5. Valores obtenidos de las pruebas KMO y Bartlett previos al Análisis de Componentes Principales.

Prueba de KMO y Bartlett	
Medida Kaiser-Meyer-Olkin de adecuación de muestreo	0,711
Prueba de esfericidad de Bartlett	0,000

A través de una matriz de varianza-covarianza se obtuvieron tres componentes que representan el mayor porcentaje de varianza (70.93 %). El primer componente (CP1) explicó el 36.90 % de la varianza, que representa la mayor variación respecto a la variable de la longitud del puente palatino (LPP). El segundo componente (CP2) explicó el 25.5% de la varianza total, cuya variación se explica por las variables longitud del arco zigomático (LAZ) y el ancho rostral (AR). El tercer componente (CP3) representó el 8.33% de la varianza total, que explica la variación respecto a las variables ancho entre molares maxilares (AMM) y ancho del nasal (AN) (Tabla 6).

Tabla 6. Coeficientes de las variables, varianza explicada y varianza acumulada para los tres primeros componentes.

Variables	Componentes principales		
	CP1	CP2	CP3
LPP	0.7582	-0.502	-0.198
LHMX	0.2108	-0.0816	0.0415
APM	0.2099	-0.0782	0.3088
AMM	0.1893	0.0751	0.4713
LN	0.153	0.3346	-0.4122
AR	0.2303	0.4194	0.3784
AIO	0.2481	-0.0365	0.0463
LAZ	0.2225	0.4225	-0.1865
AZ	0.2379	0.387	0.1809
ACR	0.1086	0.0916	0.1246
AL	0.1387	0.1308	0.1007
AN	0.1601	0.2943	-0.4829
% de la varianza	36.9	25.5	8.53
Varianza acumulada	36.9	62.4	70.93

El diagrama de dispersión para los componentes principales 1 y 2 (CP1 y CP2) muestra una separación entre las especies de *Akodon baliolus* y *Akodon surdus* (Figura 8); mientras que los componentes 1 y 3 (CP1 y CP3) muestran la separación de *Akodon baliolus* y *Akodon aerosus* (Figura 9).

Sin embargo, para los componentes 2 y 3 (CP2 y CP3) muestran la separación de las tres especies *A. baliolus*, *A. aerosus* y *Akodon surdus* (Figura 10).

Figura 8. Diagrama de dispersión de los CP1 y CP2 entre *Akodon aerosus* (color azul), *Akodon baliolus* (color plomo) y *Akodon surdus* (color verde).

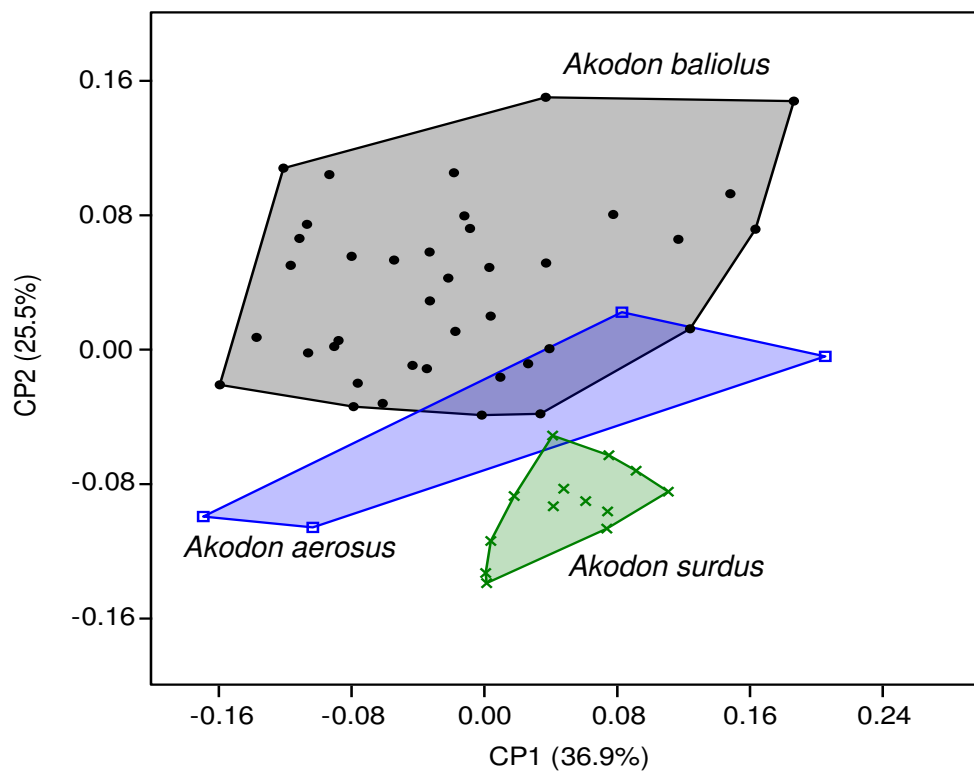


Figura 9. Diagrama de dispersión de los CP1 y CP3 entre *Akodon aerosus* (color azul), *Akodon baliolus* (color plomo) y *Akodon surdus* (color verde).

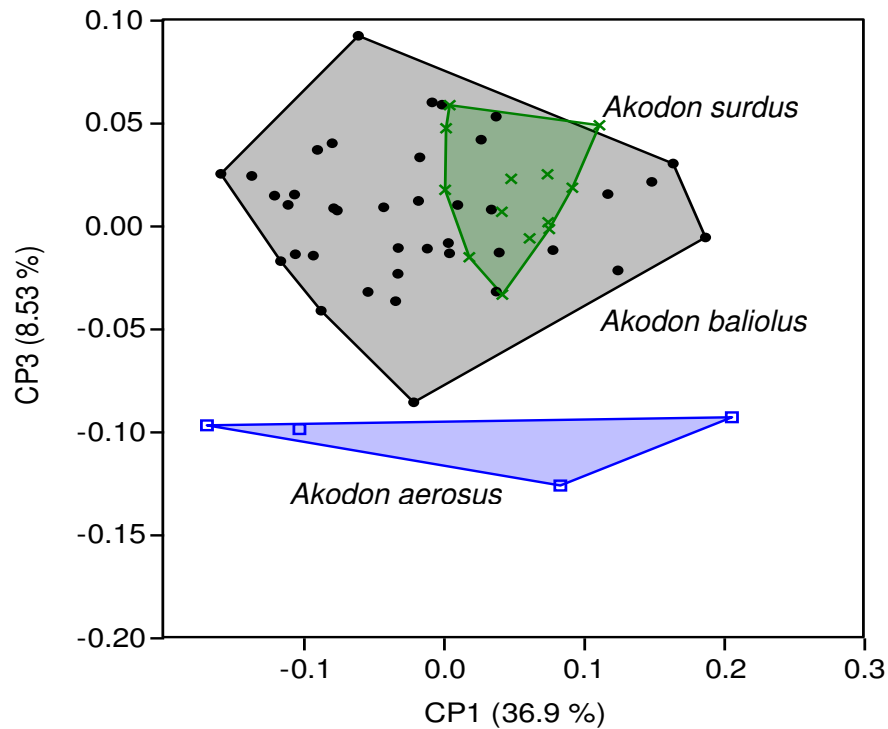
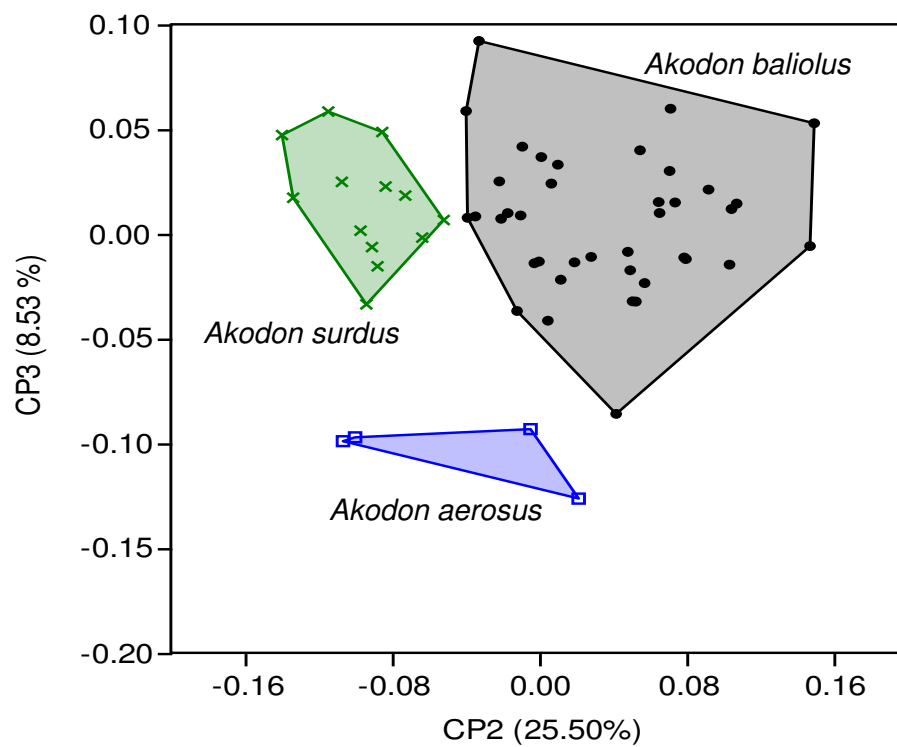


Figura 10. Diagrama de dispersión de los CP2 y CP3 entre *Akodon aerosus* (color azul), *Akodon baliolus* (color plomo) y *Akodon surdus* (color verde).



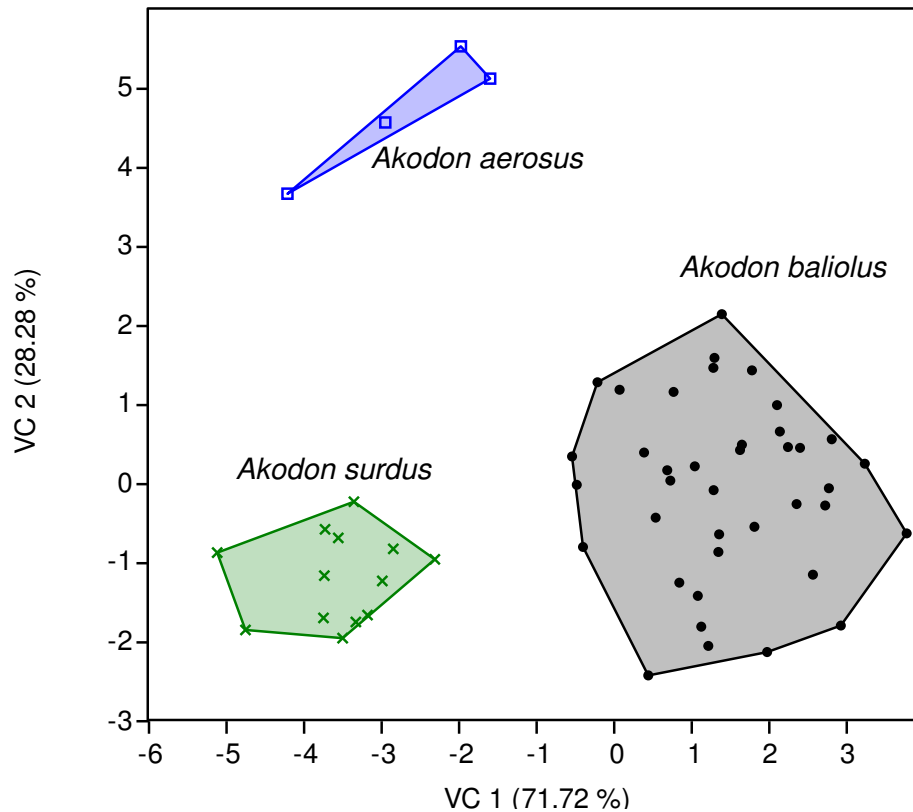
Con respecto a los resultados del Análisis de Variables Canónicas (AVC) muestran que la primera variable canónica representó el 71.72% de la varianza, que representa la variación positiva de la variable correspondiente a la longitud del arco zigomático (LAZ) y la segunda representó el 28.28 % de la varianza, cuya variable que representa esta variación positiva corresponde a la longitud del nasal (LN) (Tabla 7).

Tabla 7. Coeficientes de las variables, autovalores, varianza explicada y varianza acumulada para los componentes1 y 2.

Variables	VC 1	VC 2
LPP	-19.426	-0.0204
LHMX	-3.363	5.295
APM	-5.069	8.544
AMM	-0.578	-42.154
LN	-8.138	19.036
AR	5.949	-12.768
AIO	-9.838	4.472
LAZ	27.818	4.091
AZ	22.902	13.544
ACR	-13.411	9.562
AL	6.3501	-33.079
AN	-9.308	7.413
Autovalor	5.159	2.034
% de varianza	71.72	28.28
Varianza acumulada	71.72	100

El gráfico de dispersión muestra una separación clara en 3 grupos, formados por las especies *Akodon aerosus*, *Akodon baliolus* y *Akodon surdus* (Figura 11).

Figura 11. Diagrama de dispersión de los componentes de variables canónicas (VC1 y VC2) entre *Akodon aerosus* (color azul), *Akodon baliolus* (color negro) y *Akodon surdus* (color verde).



5.3. Análisis molecular

Se obtuvieron ocho secuencias de *Akodon baliolus*, dos de *Akodon aerosus* y una de *Akodon surdus* y se incluyeron 82 secuencias adicionales obtenidas de GenBank para un total de 93 secuencias del gen citocromo b alineados en 801 pares de base como longitud de secuencias para los análisis de Máxima Verosimilitud obtenidos usando el modelo de sustitución GTR+FO+I+G4 (10000 bootstrap trees) (Figura 12) y para el análisis de Inferencia Bayesiana se utilizó el modelo TrN+I+G (Figura 13). Análisis moleculares recuperan a *Akodon aerosus*, *Akodon baliolus* y *Akodon surdus* formando clusters independientes con buen soporte para cada una de las ramas de las especies. Con un moderado soporte, *A. aerosus* y *A. baliolus* son taxones

hermanos. Además, las distancias genéticas entre ambas especies es de 6.7 % y entre *Akodon baliolus* y *Akodon surdus* de 8.86 % (Tabla 8).

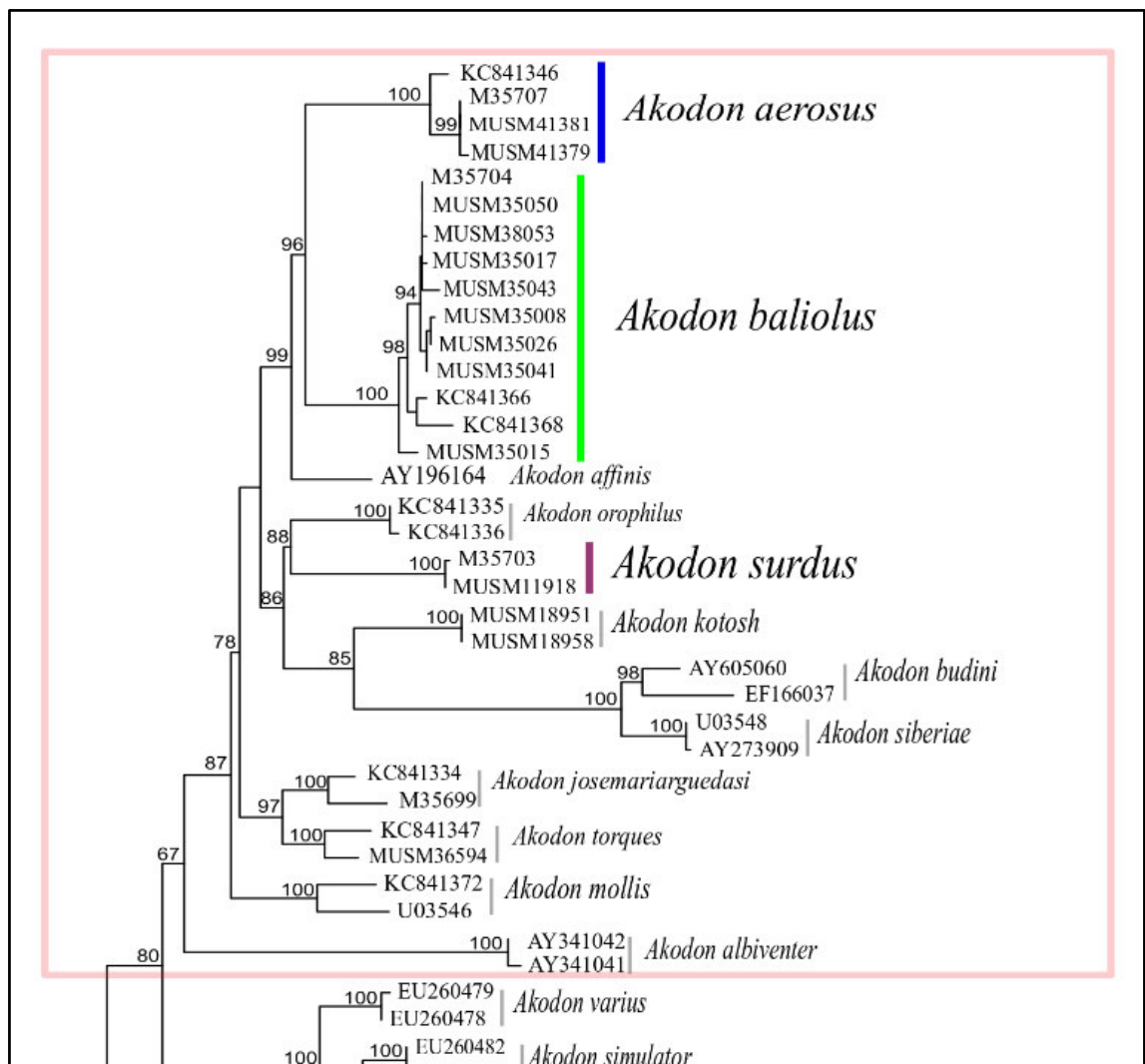


Figura 12. Grupo *A. aerosus* recuperado en el cladograma obtenido del análisis sobre el criterio de Máxima Verosimilitud con el gen citocromo b. Los valores asociados en cada nodo muestran los porcentajes de bootstrap.

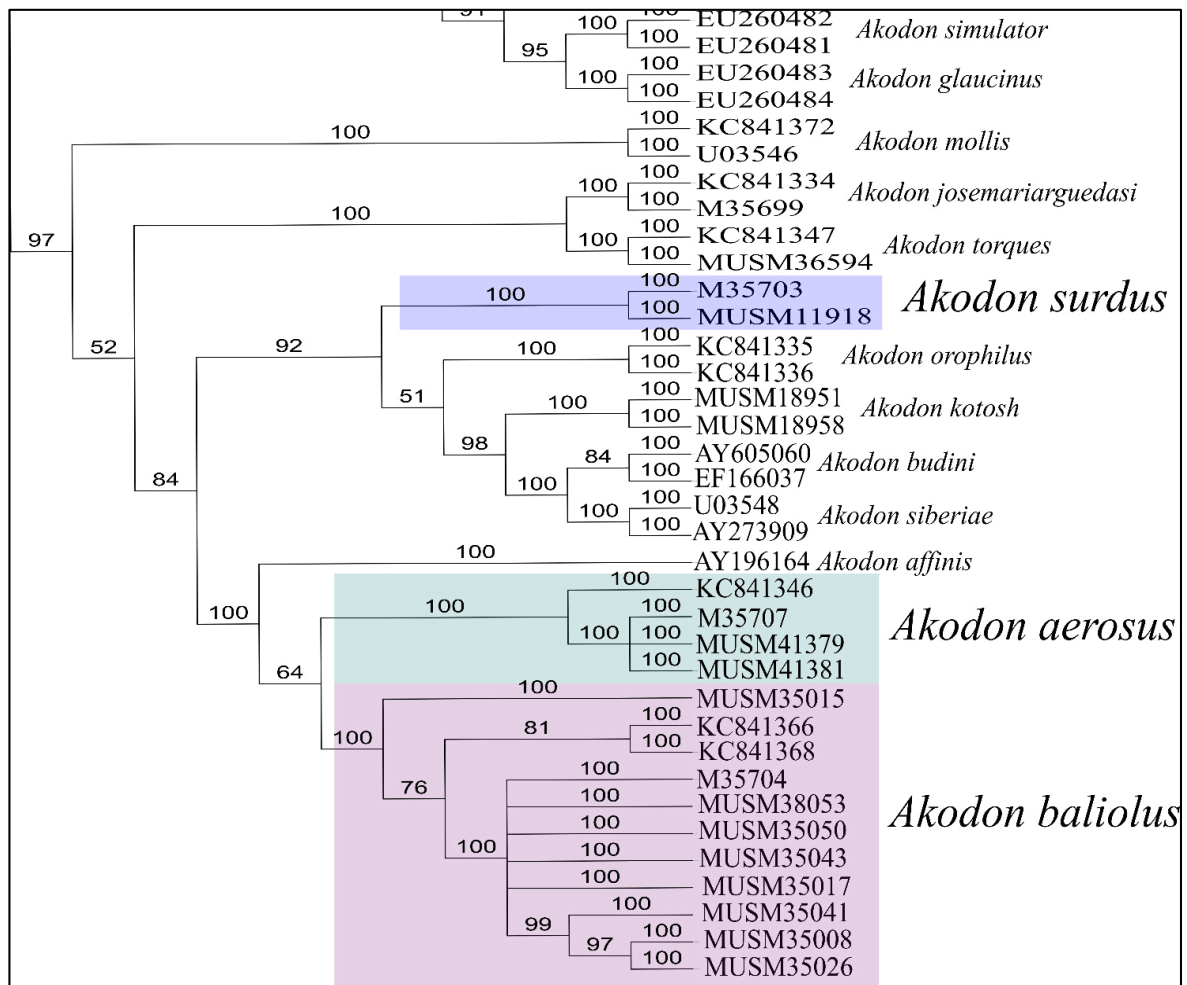


Figura 13. Grupo *A. aerosus* recuperado en el cladograma obtenido del análisis de Inferencia Bayesiana con el gen citocromo b. Los valores asociados en cada nodo muestran los porcentajes de bootstrap.

Tabla 8. Porcentaje de distancias genéticas y de desviación estándar (*) entre las especies *A. aerosus*, *A. baliolus* y *A. surdus* y % de distancias intraespecíficas.

	% Inter-específico			% Intraespecíficas	
	<i>Akodon aerosus</i>	<i>Akodon baliolus</i>	<i>Akodon surdus</i>	d	S.E.
<i>Akodon aerosus</i>		0.91*	1*	0.82	0.22
<i>Akodon baliolus</i>	6.7		1.05*	0.93	0.19
<i>Akodon surdus</i>	8.14	8.86		0.13	0.12

Nota: d, distancia; S.E., desviación estándar.

5.4. Distribución geográfica

Las especies estudiadas se distribuyen en el lado oriental de los Andes desde Ecuador hacia Bolivia. La distribución actual de *Akodon aerosus* es desde el norte de Ecuador en la provincia de Napo hasta el departamento de Junín en Perú, con límite en el río Apurímac. En base a los análisis moleculares, *Akodon baliolus* se distribuye desde la provincia de Quispicanchi en Cusco hacia el sur hasta Cochabamba en la provincia de Cercado en el centro de Bolivia y *Akodon surdus* se distribuiría en el valle de Río Urubamba con límite el río Apurímac hacia el sur en el departamento de Cusco. (Figura 14).

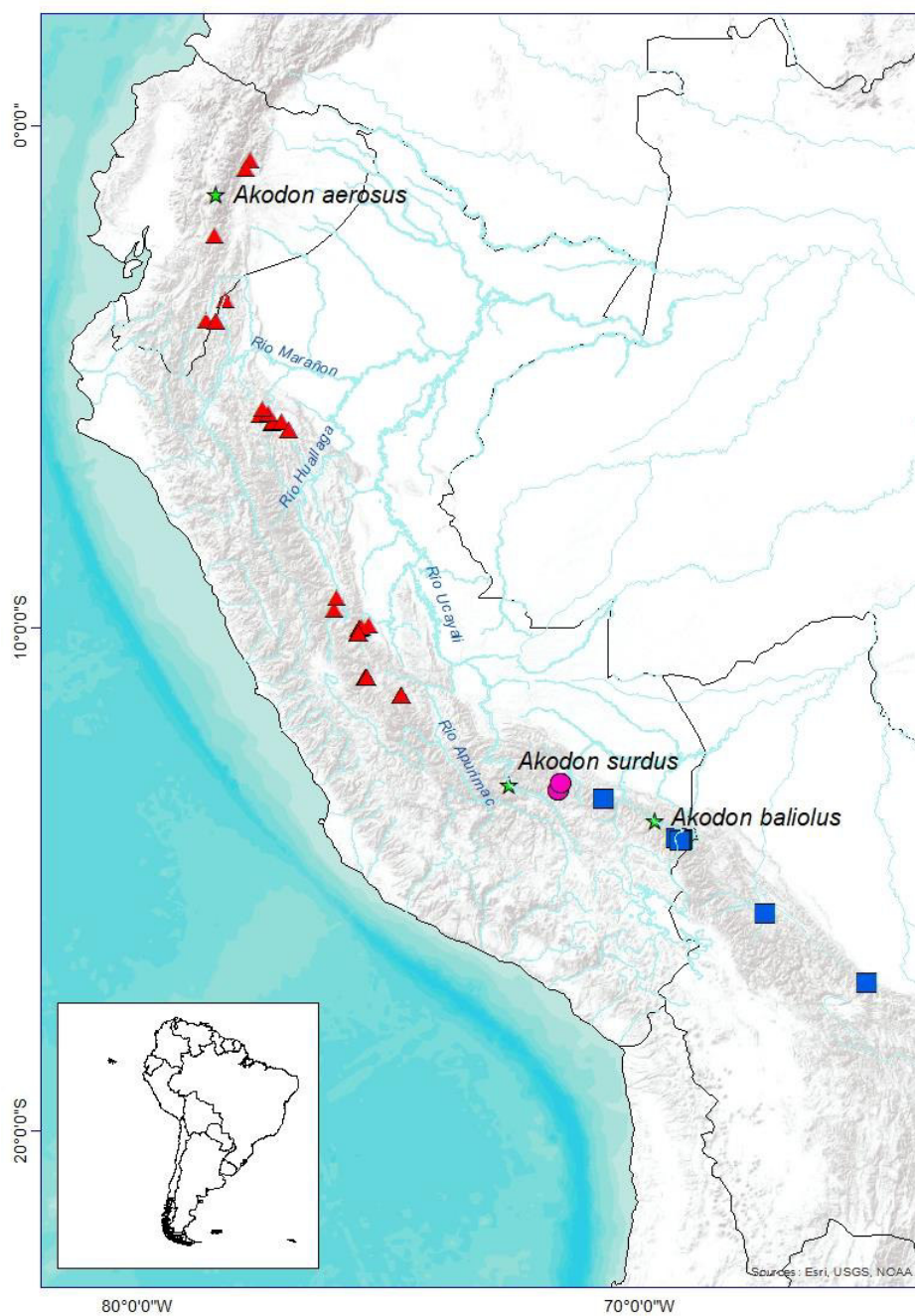


Figura 14. Mapa de distribución de *Akodon aerosus* (triángulo rojo), *Akodon baliolus* (cuadrados azules) y *Akodon surdus* (círculo fucsia). La localidad de los holotipos de cada especie se muestra con una estrella verde clara y el nombre científico correspondiente. A lo largo de la distribución de *Akodon aerosus* se distinguen también la presencia de posibles principales barreras geográficas como son el río Marañón, río Huallaga y el río Apurímac.

5.5. Taxonomía

La evidencia proporcionada aquí, más la cariotípica presentada por Patton *et al.* (1990) sustentan la hipótesis de que *A. baliolus* es una especie válida y redescrita a continuación.

***Akodon baliolus* Osgood 1915**

Holotipo:

Field Museum of Natural History No. 20108; macho, juvenil, colectado el 11 de agosto de 1900 por H. H. Keays.

Localidad tipo:

Inca mines, Río Inambari en el departamento de Puno, Perú (Cerca de 13.85 S, 69.683°W); altitud 1689 metros.

Diagnosis enmendada:

Roedor de pelaje dorsal marrón grisáceo oscuro con bajo contraste ventralmente, de tamaño mediano con orejas pequeñas marrón negruzco; cola, no más larga que el cuerpo y cabeza juntas, con pelos blancos ventralmente; patas delgadas de color marrón negruzco con garras largas con muchos pelos en la base. El cráneo se destaca por un incisivo ortodonte y foramen incisivo largo y delgado, rostrum no tan amplio, muesca cigomática amplia y poco profunda, fosa mesopterigoidea en forma de lira no tan marcada. La mandíbula destaca por un proceso coronoides largo y proceso condilar ancho y más largo que el proceso angular.

Descripción morfológica:

Cuerpo

LT: 172-205 mm; LC: 60-85 mm; LP: 20.5-29 mm; LO: 16-20 mm; peso: 29-45 gr.

Pelaje de color marrón grisáceo oscuro con pelos de base gris oscura con un ligero contraste de coloración más pálido ventralmente. Patas anteriores de color marrón negruzco, más pálidos ventralmente, a diferencia de las patas posteriores largas y delgadas de color marrón negruzco sin contraste con la zona ventral y garras largas con abundantes pelos en su base. Cola generalmente delgada de largo mediano que no sobrepasa el largo cabeza-cuerpo, presentan pelos de color blanco ventralmente más abundantes en el primer tercio del largo y escamas negruzcas. Oreja pequeñas y redondeadas de color marrón negruzco y vibrizas largas que se extienden más allá de las orejas.

Cráneo.

Se caracteriza principalmente por un cráneo convexo, incisivo ortodonte, rostrum corto, arcos zigomáticos delgados no tan elevados y caja craneana amplia.

Tiene nasales estilizados cortos y anchos que se extienden más allá de los premaxilares posteriormente, rostrum ancho y delgado, muesca cigomática amplia y poco profunda, ancho inter-orbitario angosto y largo con borde liso. Foramen incisivo angosto y largo con borde posterior que se extiende hasta el paracono o a lo largo de este, puente palatino corto y ancho, proceso palatino largo. Fosa mesopterigoidea en forma de "lira", aunque no tan marcado y fosa parapterigoidea estrecha en su parte anterior. Placa cigomática con ligera inclinación frontal, poco ancha, borde anterior ligeramente cóncavo con ángulo ligeramente agudo en su borde superior anterior, muesca cigomática amplia y poco profunda, orbita formada por el arco zigomático muy largo.

Mandíbula:

La mandíbula se caracteriza por su proceso coronoides largo, proceso condilar ancho que se extiende más allá del proceso angular.

Distribución geográfica:

Se distribuye en el lado oriental de la cordillera de los Andes, al sureste de Perú, desde la localidad de Quispicanchi en el departamento del Cusco, hacia el centro de Bolivia en Cochabamba, Provincia de Cercado; entre 400 y 1985 metros de elevación.

Comparaciones:

Akodon baliolus es un roedor que difiere morfológica y morfométricamente de *Akodon aerosus* y *Akodon surdus*, especies con las cuales ha sido relacionada filogenéticamente. A diferencia de ambas especies ya mencionadas, *A. baliolus* se distingue externamente por presentar una coloración más negruzca de su pelaje, patas, orejas y cola; su pelaje corporal es marrón negruzco y con poco contraste en su vista ventral, a diferencia de *A. aerosus* que tiene un pelaje marrón oscuro más pálido ventralmente y *A. surdus* de pelaje color gris oliváceo. *A. baliolus* tiene las orejas marrón negruzcas y patas posteriores de color marrón negruzco a diferencia de las patas anteriores marrón oscuro, lo que le da un bajo contraste, a diferencia de las orejas y patas de *A. aerosus* que tienen una coloración marrón oscura y en *A. surdus* una coloración marrón grisáceo oscuro ambas especies con patas anteriores más pálidas. La coloración de la cola en *A. baliolus* es marrón negruzco con pelos blancos ventralmente que son más abundantes en su parte anterior, a diferencia de *A. aerosus* y *A. surdus* que tienen la cola de color marrón oscuro con poco contraste ventralmente en *A. aerosus* y ventralmente más claro en *A. surdus* y ambas no tienen pelos blancos en la base de la cola. Las patas posteriores de *A. baliolus* son delgadas y presentan muchos pelos largos de color marrón negruzco en la base de las garras a diferencia de las patas de *A. aerosus* y *A. surdus* que son anchas y la presencia de pelos en la base de las garras es poca. *A. baliolus* presenta vibrisas muy largas que se extienden más allá de las orejas a diferencia de *A. aerosus* y *A. baliolus* cuyas vibrisas son largas, pero no necesariamente se extienden más allá de las orejas.

A nivel cráneo-dental en *A. baliolus*, *A. aerosus* y *A. surdus* se observa un cráneo de tipo convexo en vista lateral, más convexo en *A. surdus*; se observa también que en *A. baliolus* el rostrum es muy ancho (5.12 – 6.17 mm), el interorbital es angosto (5.09 – 5.93 mm) y el paladar es corto a diferencia de *A. aerosus* y *A. surdus* que tienen un rostrum ancho (4.87 - 5.32 mm y 5.13 – 5.58 mm), el interorbital amplio (5.27 – 5.67 mm y 5.48 – 5.91 mm) y el paladar largo. La muesca cigomática en *A. baliolus* es amplia y poca profunda a diferencia de *A. aerosus* donde es muy amplia y profunda características contrarias a angostas y no profundas en *A. surdus*. El incisivo en *A. baliolus* es de tipo ortodonte a diferencia de *A. aerosus* que es de tipo opistodonte, en *A. surdus* es ligeramente ortodonte; el foramen incisivo es angosto y largo en *A. baliolus* cuyo borde posterior alcanza el paracono hasta su parte posterior, en *A. aerosus* el foramen incisivo es amplio y largo y su borde posterior alcanza el paracono hasta su parte media y en *A. surdus* el foramen incisivo es amplio y corto y su borde posterior no alcanza el paracono. El nasal es largo y ancho en *A. baliolus* (largo: 9.96 – 11.98 mm, ancho: 3.03 – 3.51 mm) y *A. surdus* (largo: 10.03 -11.02 mm, ancho: 2.9 – 3.37 mm) pero mucho más largo y ancho en *A. aerosus* (largo: 10.88 – 11.67 mm, ancho: 3.15 – 3.62 mm). La fosa mesopterigoidea en *A. baliolus* y *A. aerosus* tienen forma de lira, pero es más pronunciado en *aerosus* a diferencia de *A. surdus* que tiene forma de “U”. La paca cigomática es menos ancha en *A. baliolus* y *A. surdus* a diferencia de *A. aerosus*, el borde anterior de la paca cigomática en *A. baliolus* y *A. aerosus* es ligeramente cóncavo a diferencia de un borde vertical de *A. surdus*, el ángulo anterior superior de la placa cigomática en *A. aerosus* más agudo que en *A. baliolus* y recto en *A. surdus*. El largo de la hilera maxilar en *A. baliolus*, *A. aerosus* y *A. surdus* es similar (4.13 – 4.71 mm vs 4.13 – 4.69 mm vs 4.32 – 4.59 mm, respectivamente); asimismo, el ancho del primer molar (1.15 – 1.29 mm vs 1.11 – 1.29 vs 1.19 – 1.32 mm, respectivamente).

A nivel de la mandíbula el proceso coronoides en *A. baliolus* y *A. surdus* es más largo que en *A. aerosus* y el proceso condilar en *A. baliolus* y *A. surdus* es más ancho (más en *surdus*) y más angosto en *A. aerosus*; asimismo el alcance del proceso condilar es mucho más largo que el proceso angular en *A. baliolus* y *A. surdus* que en *A. aerosus*.

6. DISCUSIÓN

Este trabajo sustenta con evidencia morfológica, morfométrica y molecular que *A. baliolus* Osgood 1915 sea considerada como una especie válida y confirma que *A. aerosus* es un complejo de especies, conformada por al menos *A. aerosus*, *A. baliolus* y posiblemente *A. surdus*.

En trabajos previos, Jiménez *et al.* (2013) al describir a *Akodon josemariarguedasi*; Jiménez y Pacheco (2016) al describir a *Akodon kotosh* y Pardiñas *et al.* (2005) al describir a *Akodon philipmyersi*, encuentran que no existen diferencias sexuales significativas entre hembras y machos. El análisis de dimorfismo sexual de *Akodon baliolus* concuerda también con estos resultados. Es probable entonces que en el género *Akodon* haya ausencia de dimorfismo sexual.

La única comparación morfométrica registrada en especímenes de *Akodon baliolus* fue realizada por Myers y Patton (1989a) en un estudio que describe a *Akodon siberiae*, con fines comparativos utilizando especímenes de *A. baliolus* correspondientes al departamento de La Paz en Bolivia. Estos registros morfométricos son comparables con las medias de los datos obtenidos en este trabajo para *Akodon baliolus* de Quispicanchi, Cusco y de Sandía, Puno en Perú. Los valores obtenidos por Myers y Patton (1989a) concuerdan en algunas de las medidas morfométricas externas, como el largo total y la longitud de la pata; asimismo, concuerdan con las medidas craneales como ancho cigomático (AZ), amplitud del interorbital (AIO), ancho rostral (AR), ancho del cráneo (ACR). Los valores de las medias proporcionadas por Myers y Patton (1989a) se encuentran en su gran mayoría dentro del rango de valores obtenidos para *A. baliolus* en este estudio; por ello, aunque no se incluyó en este trabajo especímenes de Bolivia, se puede asegurar, en base al trabajo de Myers y Patton (1989a), que *A. baliolus* se encuentra también en Bolivia y que no presenta diferencias significativas con las poblaciones del sur del Perú.

Las descripciones morfológicas previas de *Akodon baliolus* fueron abarcadas por Coyner *et al.* (2013) después de sugerir como especie distinta a *A. aerosus* por medio de análisis moleculares. Estas observaciones se basan principalmente en una coloración más negruzca del pelaje, observación que también fue considerada por Pardiñas *et al.* (2015). Pacheco *et al.* (2011) consideraron a *A. baliolus* como especie válida mediante observaciones preliminares de los cráneos de especímenes de Puno y sugirieron que un carácter que diferencia a *A. baliolus* de *A. aerosus* es que el borde posterior de los nasales no se extiende más allá de los premaxilares; sin embargo, en este trabajo se observa que ello es un carácter variable en *Akodon aerosus*, *Akodon baliolus* y *Akodon surdus*. Es importante tener en cuenta además que las descripciones morfológicas de *Akodon aerosus* se realizaron con especímenes de las localidades de Cusco (consideradas aquí como *Akodon surdus*) y Junín (Smith y Patton, 2007; Jiménez *et al.*, 2013), especímenes considerados distintos a *A. aerosus* en este trabajo.

Moreno y Albuja (2005) describieron también, con fines comparativos, a *A. aerosus* correspondientes a tres localidades en Ecuador. En este trabajo se evalúan especímenes de *A. aerosus* de las mismas localidades y los resultados mostraron una similitud morfológica y morfométrica.

Patton *et al.* (1990) a través de análisis cariotípicos, encontraron diferencias en el número diploide de *Akodon aerosus* de las localidades de Cusco ($2n=22$) y Puno ($2n=38$), que corresponderían a poblaciones de *Akodon surdus* y *Akodon baliolus*, respectivamente. Asimismo, el número diploide correspondiente a *A. aerosus* de Ayacucho y Junín es $2n=40$ (Smith y Patton, 1991; Patton y Smith, 1992b). Aunque no se incluyó cariotipos de *A. baliolus* en este trabajo, los trabajos reportados indican claramente que hay diferencias en el número diploide ($2n$), probablemente por cambios robertsonianos (Medarde, 2013).

Smith y Patton (1991) en estudios filogenéticos empleando el gen citocromo b encontraron una alta variabilidad, mayor al 5%, en las secuencias correspondientes a las poblaciones de *aerosus* de Ayacucho, Cusco, Junín y Puno. En otra revisión, Patton y Smith (1992a) consideraron a *Akodon surdus* como especie sinónima de *A. aerosus* y *A. baliolus*; sin embargo, también mencionan que *A. baliolus* y *A. surdus* podrían ser especies distintas de *A. aerosus* basados en análisis filogenéticos que muestran una alta divergencia entre las secuencias del gen citocromo b (396 pb) de las poblaciones de *A. baliolus* distribuidos en el río Inambari y sus tributarios respecto a poblaciones de Macchupicchu (4.1%) y Kosñipata (7.1 %) en Cusco, deduciendo así que *A. aerosus* estaría compuesto por dos o más especies. Asimismo, Smith y Patton (1993) en análisis del gen citocromo b (801 pb) reportaron niveles de divergencia de 8.5%, 9% y 9.4% entre poblaciones de diferentes sistemas de valles de los Andes orientales (Junín, Cusco y Puno) y consideran también que representan especies distintas. Estudios recientes como la de Smith y Patton (2007) reportan también una alta divergencia de *A. baliolus* con *A. aerosus* Junín (6.5 %) y con *A. aerosus* Cusco (8.5 %) sugiriendo que son taxones distintos. Igualmente, Coyner *et al.* (2013) en análisis moleculares con gen citocromo b, y dos genes de proteínas nucleares (DMP1 y THY) consideraron también a *A. baliolus* y *A. surdus* como especies distintas de *A. aerosus* por tener un alto porcentaje de divergencia (6.742% y 8.674%, respectivamente). En este trabajo se confirman los resultados moleculares previos con citocromo b, con distancias genéticas de 6.7 % para *Akodon baliolus* y 8.86 % *Akodon surdus* respecto a *Akodon aerosus*, considerándose también especies distintas. Además de ello, se caracteriza morfológicamente a la especie y se precisa su rango de distribución.

Es interesante resaltar que según los análisis moleculares *A. surdus* no es una especie hermana de *A. aerosus*, ni de *A. baliolus*. *Akodon surdus* es endémica de la región de Cusco, pero es una especie que amerita una revisión compleja ya que en

esta región se han encontrado dos cariotipos diferentes (Smith y Patton, 2007) y no está claro cuál de ellas correspondería a *A. surdus* s.s. Igualmente, es necesario revisar las poblaciones de *A. aerosus* del norte y centro del Perú para evaluar el grado de divergencia con respecto a la población tipo de *A. aerosus* de Ecuador.

7. CONCLUSIONES

- *Akodon baliolus* es una especie válida emparentada a *Akodon aerosus*.
- *Akodon baliolus* es una especie válida, no relacionada a *A. surdus*.
- *Akodon baliolus* se distribuye desde la localidad de Quispicanchi en Cusco hacia el sur en la localidad de Cochabamba, Bolivia.

8. RECOMENDACIONES

Es necesario realizar estudios morfométricos y moleculares de las poblaciones de *Akodon aerosus* distribuidos al norte del Perú, en localidades cercanas a los ríos Marañón, Huallaga y Ucayali; además, es imprescindible realizar análisis moleculares de poblaciones de *Akodon aerosus* en Ecuador ya que se han estado considerando principalmente para estos análisis muestras de especímenes de Junín y Cusco, ya que posiblemente *Akodon aerosus* comprendería un complejo de especies, restringidos por barreras geográficas presentes a lo largo de su distribución.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adbi, H. & Williams, L. (2010). Principal Component Analysis. *WIREs Comp. Stat.* 2(4):433-459.
- Abreu, M. S., Christoff, A. U., Valiati, V. H., & de Oliveira, L. R. (2014). New distribution records of Serra do Mar Grass mouse *Akodon serrensis* Thomas, 1902 (Mammalia: Rodentia: Sigmodontinae) in the southernmost Brazil. *Check List*, 10(3), 655-659.
- Alvarado-Serrano, D. F. (2005). Caracterización morfométrica y distribución del género *Akodon* (Muridae, Sigmodontinae) en Ecuador. Tesis de grado, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito.
- Alvarado-Serrano, D. F., & D'Elía, G. (2013). A new genus for the Andean mice *Akodon latebricola* and *A. bogotensis* (Rodentia: Sigmodontinae). 94(5), 995-1015.
- Anderson, S. (1997). Mammals of Bolivia, taxonomy and distribution. New York, E.E.U.U.: *Bulletin of the American Museum of Natural History*.
- Badii, M.H., Castillo, J., Cortez, K., Wong A., & Villalpando, P. (2007). Análisis de correlación canónica (ACC) e investigación científica. *Innovaciones de Necogios*. 4(2): 405-422.
- Barros, M. C., Sampaio, I., Schneider, H., & Langguth, A. (2009). Molecular phylogenies, chromosomes and dispersion in Brazilian akodontines (Rodentia, Sigmodontinae). *Iheringia, Série Zoologia*, 99(4), 373-380.
- Bradley, R. D., & Baker, R. J. (2001). A test of the genetic species concept: Cytochrome-b sequences and mammals. *Journal of Mammalogy*, 82(4), 960-973.
- Braun, J. K., Coyner, B. S., Mares, M. S. & Van Den Bussche, R. A. (2008). Phylogenetic relationships of south American grass mice of the *Akodon varius* group

- (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) in south America. *Journal of Mammalogy*, 89(3), 768-777.
- Braun, J. K., Mares, M. S., Coyner, B. S. & Van Den Bussche, R. A. (2010). New species of *Akodon* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) from Central Argentina. *Journal of Mammalogy*, 91(2), 387-400.
- Bianchi, N. O., Reig, O. A., Molina, O. J. & Dulout, F. N. (1971). Cytogenetics of the south american akodont rodents (Cricetidae). I. A. progress report og Argentinian and Venezuelan forms. *Evolution*, 25, 724-736.
- Coyner, B. S. (2010). Phylogenetic relationships and historical biogeography of the genus *Akodon* (Rodentia: Cricetidae). *Doctor of Phylosophy*, 157. Oklahoma, Norman, E.E.U.U.: Oklahoma State University.
- Coyner, B. S., Braun, J. K., Mares, M. A., & Van Den Bussche, R. A. (2013). Taxonomic validity of species groups in the genus *Akodon* (Rodentia: Cricetidae). *Zoologica Scripta*, 1-16.
- D'Elía , G., Pardiñas, U. F., Teta, P., & Patton, J. L. (2007). Definition and diagnosis of the new tribe of Sigmodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae), and a revised classification of the subfamily. *Gayana*, 71(2), 187-194.
- D'Elía, G. (2003). Phylogenetics of Sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae), with special reference to the *Akodon* group, and with additional comments on historical biogeography. *Cladistics*, 19, 307-323.
- Geise, L., & Astúa, D. (2005). Morphometric differentiation and distributional notes of three species of *Akodon* (Muridae, Sigmodontinae, Akodontini) in the Atlantic Coastal Area of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 63(1), 63-74.

- Geise, L., Smith, M. F., & Patton, J. L. (2001). Diversification in the genus *Akodon* (Rodentia: Sigmodontinae) in Southeastern South America: Mitochondrial DNA sequence analysis. *Journal of Mammalogy*, 82(1), 92-101.
- Geise, L., Canavez, F. C., & Seuánez, H. N. (1998). Comparative karyology in *Akodon* (Rodentia, Sigmodontinae) from southeastern Brazil. *Journal of Heredity, Cary*, 89, 158-163.
- Haynie, M. L., Brant, J. G., McAliley, R., Carrera, J., Revelez, M. A., Parish, D. A. & Phillips, C. J. (2006). Investigations in a natural corridor between two national parks in central ecuador: Results from the sowell expedition, 2001. *Occasional Papers, Museum of Texas Tech University*, 263, 1-16.
- Hershkovitz, P. (1990). Mice of the *Akodon boliviensis* size class (Sigmodontinae, Cricetidae), with the description of two new species from Brazil. *Fieldiana. Zoology*, 57, 1-35.
- Jayat, J., Ortiz, P. E., Pardiñas, U. F., & D'Elía, G. (2007). Redescrición y posición filogenética del ratón selvático *Akodon sylvanus* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). *Mastozoología Neotropical*, 14(2), 201-225.
- Jayat, P., & D'Elía, G. (2010). The *Akodon boliviensis* species group (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in Argentina: species limits and distribution, with the description of a new entity. *ZOOTAXA*, 2409, 1-61.
- Jiménez, C. F., & Pacheco, V. (2016). A new species of grass mouse, genus *Akodon* Meyen, 1833 (Rodentia, Sigmodontinae), from the central peruvian Yungas. *THERYA*, 7(3), 449-464.
- Jiménez, C. F., Pacheco, V., & Vivas, D. (2013). An introduction to the systematics of *Akodon orophilus* Osgood, 1913 (Rodentia: Cricetidae) with the description of a new species. *ZOOTAXA*, 3669(3), 223-242.

- Jolliffe, I. (2002). Principal component analysis. *Springer-Verlag*, 2:1-478.
- Kock, C., Venegas, P. & Böhme, W. (2006). A remarkable discovery: Description of a big-growing new gecko (Squamata: Gekkonidae: Phyllopezus) from northwestern Peru. *Salamandra*. 42(2,3), 145-150.
- Kock, C., Venegas, P., García-Bravo, A. & Böhme, W. (2011). A new bush anole (Iguanidae: Polychrotinae: Polychrus) from the upper Marañón basin, Peru, with a redescription of *Polychrus peruvianus* (Noble, 1924) and additional information on *P. gutturosus* Berthold, 1845. *Zookeys*, 141, 79-107.
- Koopman, K. (1978). Zoogeography of peruvian bat with special emphasis on the role of the Andes. *American Museum Novitates*, 2651, 1-33.
- Kumar, S., G. Stecher & K. Tamura. (2016). MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution* 33:1870-1874.
- Letunic, I. and P. Bork (2016). Interactive tree of life (iTOL) v3: An online tool for the display and annotation of phylogenetic and other trees. *Nucleic Acids Research*, 44(W1): W242-W245.
- León, B. (2006). Clusiaceae endémicas del Perú. *Revista Peruana de Biología*, 13(2), 261-264.
- Luna, L., & Pacheco, V. (2002). New species of *Thomasomys* (Muridae: Sigmodontinae) from the Andes of Southeastern Peru. *Journal of Mammalogy*, 83(3), 834-842.
- Manly, B. F.J. (2005). Multivariate statistical methods: A primer. *Chapman & Hall/CRC*, New York.
- Marcelo-Peña, J. L. (2008). Vegetación leñosa, endemismos y estado de conservación en los bosques estacionalmente secos de Jaén. *Revista Peruana de Biología*, 15(1), 43-52.

- Medarde, N. E. (2013). La zona de polimorfismo cromosómico "Barcelona" de *Mus musculus domesticus* Schwarz y Schwarz, 1913: dinámica espacio-temporal de su estructura y efecto de las fusiones robertsonianas sobre la espermatogénesis. Memoria de Tesis para optar el grado de Doctor en Biología, Universidad Autónoma de Barcelona.
- Minh B.Q., Nguyen M.A.T., & von Haeseler A. (2013). Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap. *Molecular Biology and Evolution*, 30:1188-1195.
- Moreno, P., & Albuja, L. (2005). Nuevos registros de *Akodon orophilus* (Rodentia: Muridae) en el Ecuador. *Politécnica*, 26(1 (Biología 6)), 28-44.
- Musser, G. G., Carleton, M. D., Brothers, E. M., & Gardner, A. L. (1998). Systematic studies of Oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): Diagnoses and distributions of species formerly assigned to *Oryzomys* "CAPITO". *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 236, 376.
- Myers, P. (1989). Preliminary revision of the Varius group of *Akodon* (*A. dayi*, *dolores*, *molinae*, *neocenus*, *simulator*, *toba*, and *varius*). In K. H. Redford & J. F. Eisenberg (Eds) *Advances in Neotropical Mammalogy*, 5-54.
- Myers, P., Patton, J. & Smith, M. (1990). A Review of the Boliviensis group of *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae), with emphasis on Peru and Bolivia. *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 177, 1-104.
- Myers, P., & Patton, J. L. (1989a). A new species of *Akodon* from the cloud forest of eastern Cochabamba departamente, Bolivia (Rodentia: Sigmodontinae). *Occasional Papers of the Museum of Zoology. The University of Michigan*, 720, 1-28.

- Myers, P., & Patton, J. L. (1989b). *Akodon* of Peru and Bolivia-revision of the *fumeus* group (Rodentia: Sigmodontinae). *Occasional Papers of the Museum of The University of Michigan*, 721, 1-35.
- Nguyen, L., H.A. Schmidt, A. Von Haeseler & B.Q. Minh. (2015). IQ-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum likelihood phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, 32:268-274.
- Osgood, W. H. (1915). New mammals from Brazil and Peru. *Field Museum Natural History.*, zoology series, 10, 143-185.
- Pacheco, V. (2003). Phylogenetic analyses of the Thomasomyini (Muroidea: Sigmodontinae) based on morphological data (Parts I and II). Assesor. Robert Voss. Tesis Título de Doctorado, the City University of New York, U.S.A.
- Pacheco, V., Salas, E., Cairampoma, L., Noblecilla, M., Quintana, H., Ortiz, F., Palermo, P. & Ledesma, R. (2007). Contribución al conocimiento de la diversidad y conservación de los mamíferos en la cuenca del río Apurímac, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 14(2), 169-180.
- Pacheco, V., Cadenilla, R., Salas, E., Tello, C. & Zeballos, H. (2009). Diversidad y endemismo de los mamíferos del Perú. *Peruana de Biología*, 16(1), 005-032.
- Pacheco, V., Márquez, G., Salas, E., & Centty, O. (2011). Diversidad de mamíferos en la cuenca media del río Tambopata, Puno, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 18(2), 231-244.
- Pardiñas, U. F., D'Elía, G., Cirignoli, S., & Suarez, P. (2005). A new species of *Akodon* (Rodentia, Cricetidae) from the northern campos grasslands of Argentina. *Journal of Mammalogy*, 83(3), 462-474.
- Pardiñas, U. F., Geise, L., Ventura, K., & Lessa, G. (2016). A new genus for *Habrothrix angustidens* and *Akodon serrensis* (Rodentia, Cricetidae): again paleontology

- meets neontology in the legacy of lund. *Mastozoología Neotropical*, 23(1), 93-115.
- Pardiñas, U. F., Teta, P., Alvarado-Serrano, D., Geise, L., Jayat, J. P., Ortiz, P. E., Goncalves, P. R. & D'Elía, G. (2015). Genus *Akodon* Meyen, 1833, in Mammals of South America, vol. 2 Rodents: (J. L. Patton, U. F. J. Pardiñas, and G. D'Elía, eds.). *The University of Chicago Press. Chicago, U. S. A.*, 144-204.
- Patterson, B. (1999). Contingency and determinism in mammalian biogeography: The Role of History. *Journal of Mammalogy*, 80(2), 345-360.
- Patton, J. L., Myers, P. & Smith, M. (1989). Electromorphic variation in selected South american Akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae), with comments on systematic implications. *Zeitschrift für Säugetierkunde (Mammalian Biology)*, 54, 347-359.
- Patton, J. L., Myers, P. & Smith, M. (1990). Vicariant versus gradient models of diversification: The small mammal fauna of eastern Andean slopes of Peru. In: *Peters, G. & Hunter, R. (Eds). Vertebrates in the Tropics. Museum Alexanders Koenig, Bonn*, 355-371.
- Patton, J. L., & Smith, M. F. (1992a). Evolution and systematics of Akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae) of Peru, with emphasis on the genus *Akodon*. *Memorias del Museo de Historia Natural, U.N.M.S.M. (Lima)*, 21, 83-103.
- Patton, J. L., & Smith, M. F. (1992b). mtDNA phylogeny of Andean mice: A test of diversification across ecological gradients. *Evolution*, 46(1), 174-183.
- Pedrosa, I., Juarros-Basterretxea, J., Robles-Fernández, A., Basteiro, J. & García-Cueto, E. (2014). Pruebas de bondad de ajuste en distribuciones simétricas, ¿Qué estadístico utilizar?. *Universitas Psychologica*, 14(1), 245-254.

- Porzecanski, A. L. & Cracraft, J. (2005). Cladistic analysis of distributions and endemism (CADE): Using raw distributions of birds to unravel the biogeography of the south american aridlands. *Journal of Biogeography*, 32, 261-275.
- Reig, O. A. (1987). An assessment of the systematics and evolution of the Akodontine, with the description of new fossil species of *Akodon* (Cricetidae: Sigmodontinae). *Fieldiana: Zoology*, 39, 347-399.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J. P. (2003). Mr.Bayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19, 1572-1574.
- Schenk, J. J., Rowe, K. C., & Steppan, S. J. (2013). Ecological opportunity and incumbency in the diversification of repeated continental colonizations by Muroid rodents. *SYSTEMATIC BIOLOGY*, 62(6), 837-864.
- Shanee, S., Shanee, N. & Allgas-Marchena, N. (2013). Primate surveys in the Marañón-Huallaga landscape, northern Peru with notes on conservation. *Primate Conservation*, 27(1), 3-11.
- Smith, M. F., & Patton, J. L. (1991). Variation in mitochondrial cytochrome b sequence in natural populations of south american Akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae). *Molecular Biology and Evolution*, 8(1), 85-103.
- Smith, M. F., & Patton, J. L. (1993). The diversification of south american murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50, 149-177.
- Smith, M. F., & Patton, J. L. (1999). Phylogenetic relationships and the radiation of Sigmodontine rodents in south America: Evidence from cytochrome b. *Journal of Mammalian Evolution*, 6(2), 89-128.

- Smith, M. F., & Patton, J. L. (2007). Molecular phylogenetics and diversification of south american grass mice, genus *Akodon*. *The Quintessential Naturalist: Honoring the Life and Legacy of Oliver P. Pearson*, 134, 827-858.
- Thomas, O. (1913). New mammals from south America. *Annals and Magazine of Natural History*, 8(12), 567-574.
- Venegas, P., Townsend, J., Koch, C. & Böhme, W. (2008). Two new symatric species of leaf-toed geckos (Gekkonidae: Phyllodactylus) from the Balsas region of the upper Marañón valley, Peru. *Journal of Herpetology*, 42(2), 386-396.
- Voss, R. S. (1988). Systematics and ecology of Ichthyomyine Rodents (Muroidea): Patterns of morphological evolution in a small adaptive radiation. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 188(2), 259-493.
- Weberbauer, A. (1945). El mundo vegetal de los Andes peruanos, estudio filogeográfico. *Ministerio de Agricultura*, 1-776.
- Weir, J. (2009). Implications of genetic differentiation in neotropical montane forest birds. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93(3), 410-433.

10. ANEXOS

10.1. Anexo 1

Especímenes usados en los análisis morfológicos, morfométricos y mapeados.

***Akodon baliolus* (n=72) _PERÚ:** 1) Cusco, Quispicanchi, Camanti, Marcapata (-13.4 S, -70.717 W): MUSM 1744, 1745; 2) Puno, Sandia, San Juan del Oro, Challohuma (-14.20972 S, -69.14889 W): MUSM 26847, 26848, 26849, 26850, 26855, 26856, 26858; 2) Puno, Sandia, San Juan del Oro, Yanacocha (-14.1925 S, -69.25417 W): MUSM 26860, 26861, 26863, 26865, 26866, 26867, 26868, 26869, 26870, 26871, 26872, 26873, 26874; 3) Puno, Sandia, San Juan del Oro, Yanahuaya (-14.24083 S, -69.17194 W): MUSM 26875, 26876, 26877, 26879, 26880, 26881, 26882, 26883, 26886, 26890, 26891, 26895; 4) Puno, Sandia, Yanahuaya, 3 km N. Yanahuaya (-14.241 S, -69.172 W): MUSM 35008, 35009, 35010, 35011, 35012, 35013, 35015, 35016, 35017, 35018, 35019, 35020, 35021, 35023, 35024, 35025, 35026, 35030, 35031, 35035, 35038, 35040, 35041, 35043, 35045, 35046, 35051, 35052; 5) Puno, Sandia, Zona Reservada Tambopata Candamo (-14.2333 S, -69.1833 W): MUSM 38059, 38062, 38065, 38067, 38068, 38071, 38073; 6) Puno, Sandia, Alto inambari, Yanacocha (-14.193 S, -69.172 W): MUSM 35044, 35047, 35048.

***Akodon aerosus* _ ECUADOR (n=14):** 1) Napo, Archidona, Challuayacu MEPN 5762, 5763, 5777, 5783 (00°52' S, 77°50' W); Napo, Archidona, Río Hollín MEPN 5776 (00°42' S, 77°43' W); Napo, Archidona, Huamaní MEPN 5779 (00°43'06" S, 77°36'42" W); 2) Morona Santiago, Gualaquiza, Achupallas MEPN 5766 (03°27' S, 78°21' W); Morona Santiago, San Juan Bosco, Coangos Destacamento Militar MEPN 5772, 5773 (03°29' S, 78°14' W); Morona Santiago, Cantón Morona, Parque Nacional Sangay MECN 4337, 4338 (02°12'22.1" S, 78°, 27', 09.7" W); 3) Zamora Chinchipe, Nangaritza, Miazí Destacamento Militar MEPN 5769 (04°17' S, 78°38'

W); Zamora Chinchipe, Paquisha, Pachisha Hito 2 MEPN 10660 (cerca de 3°53'18.37" S, 78°36'31.97" W); 4) Tungurahua, Baños, Machay MECN 5006 (1°26'02.98" S, 78°, 18' 23.82" W). PERÚ (**n=16**): 1) Amazonas, Condorcanqui, El Cenepa (-3.9 S, -78.4167 W): MUSM 10637, 10633. 2) San Martín, Moyobamba, Awajún, CNN Alto Mayo-camp (-5.657238 S, -77.458215): AAF151, CNN Shampuyacu-La isla (-5.735388 S, -77.365016 W): AAF168. 3) Huánuco, Leoncio Prado, Mariano Damaso Beraún (-9.40714 S, -76.0037 W): MUSM 45042; Huánuco, Chinchao (-9.633 S, -76.067 W): MUSM 1746. 4) Pasco, Oxapampa, Pozuzo: MUSM 11010 (-10.0355 S, -75.5638 W); MUSM 12685, 12690 (-10.1234 S, -75.5792 W); MUSM 12133 (-10.0114 S, -75.5187 W); Oxapampa, Palcazú: MUSM 11004 (-9.96343 S; -75.3722 W). 5) Junín, Chanchamayo, Chanchamayo (-10.9885 S; -75.4215 W): MUSM 41379, 41381; Chanchamayo, San Ramón (-11.1418 S; -75.3989 W): MUSM 21901; Satipo, Pampa Hermosa (-11.3549 S; -74.7358 W): MUSM 40629, 40635.

***Akodon surdus* (n=13)** PERÚ: 1) Cusco, Paucartambo, Challabamba (-13.2273 S; -71.6196 W): MUSM 8976, 8987, 8988 2) Cusco, Paucartambo, Kosñipata, Suecia (-13.10006 S; -71.56689 W): MUSM 16831, 16843, 16862, 16870, 16874, 16877, 16894, 16896, 16900, 16902.

10.2. Anexo 2

Especímenes usados en los análisis moleculares. Se muestran los códigos de los especímenes secuenciados resaltados en **negrita**.

***Akodon baliolus* (n=11).** - PERU: 1) Puno, Sandía, 3 km N. Yanahuaya (-14.239 S, -69.169 W): **MUSM 35008, 35015, 35017, 35026, 35041**; 2) Puno, Sandía, Alto Inambari, Yanacocha (-14.193 S, -69.254 W): **MUSM 35043, 35050**; 3) Puno, Sandía, Zona Reservada Tambopata Candamo, Línea Sísmica 102 (-14.233 S, -69.183 W): **MUSM 38053**; 5) Puno, 4 km NNE Ollachea (13.78326°S, 70.46918°W):

M 35704. BOLIVIA: 1) La Paz, Serranía Bella Vista (15°41'S, 67°30'W): KC 841366; 2) Cochabamba, 4.4 km N Tablas Monte (17°3'51" S, 65°28'33" W): KC 841368.

***Akodon aerosus* (n=4).** - PERU: 1) Junín, Chanchamayo, Centro poblado Nueva Italia (-10. 9885 S, -75.4215 W): **MUSM 41379, 41381**; 2) Junín, 10 km WSW (by road) San Ramón (11.06583°S, 75.36513°W): M35707; 3) Paucartambo, Consuelo, 15.9 km SW Pilcopata (13°01.417'S, 71°29.511'W): KC 841346.

***Akodon surdus* (n=2).** - PERÚ: 1) Cusco, Paucartambo, Kosñipata, Est. Biol. Bosque Nublado, San Pedro (-13.0547 S, -71.5462 W): **MUSM 11918**. 2) Cusco, 72 km NE (by road) Paucartambo, km 152 (13.00675°S, 70.15438°W): M 35703.

***Akodon affinis* (n=1).** - COLOMBIA, Risaralde, Municipio Pereira, Corregimiento La Florida, vereda La Pastora, camino a Las Cascadas, PRN Ucamarí: AY 196164.

***Akodon orophilus* (n=2).** - PERÚ: Amazonas, Chachapoyas, ca 20 km by rd W Leimebamba (6.75°S, 77.8°W): KC 841335, KC 841336.

***Akodon kotosh* (n=2):** PERÚ: Huánuco, Chinchao, Caserío de San Pedro de Carpish: MUSM 18951, MUSM 18958.

***Akodon budini* (n=2).** - BOLIVIA: Chuquisaca, Rinconada del Bufete (20°49.81'S, 64°22.47'W): AY 605060. ARGENTINA: Pampa Verde, aprox. 8 km al OSO de Los Toldos y al S del Cerro Bravo: EF 166037.

***Akodon siberiae* (n=2).** - BOLIVIA: 1) Cochabamba, 28 km by road W Comarapa (17°51'S, 64°W): U 03548; 2) Cochabamba, 31 km by road W of Comarapa (17°51'S, 64°42'W): AY 273909.

***Akodon josemariarguedasi* (n=2).** - PERU: 1) Ancash, Huari, Rio Mosna, between Chavin and San Marcos (9.55°S, 77.17°W): KC 841334; 2) Junín: 16 km NNE Palca: M 35699.

***Akodon torques* (n=2).** - PERU: Cusco, La Esperanza (13°10.664'S, 71°36.271'W): KC 841347; Echarate, Alto Sangobatea, Kinkateni: MUSM 36594.

***Akodon mollis* (n=2).** - ECUADOR: Bolívar, Río Tatahuazo, 2.5 km E de Cruz de Lizo (1°43'S, 78°59'W): KC 841372; PERÚ: PIURA: "Machete" de Zapalache Carmen Trail: U 03546.

***Akodon albienter* (n=2).** - CHILE: Tarapaca, Colchane, Suricayo, 12 km N Enquelga: AY 341042; AY 341041.

***Akodon varius* (n=2).** – BOLIVIA: Chuquisaca, Rio Limon: EU 260479, EU 260478.

***Akodon simulator* (n=2).** – ARGENTINA: 1) Salta, Chicoana, 5 km WSW Pulares: EU 260482; 2) Tucumán, Monteros, Reserva La Florida, 7 km W Ibatín, Río Pueblo Viejo: EU 260481.

***Akodon glaucinus* (n=2).** – ARGENTINA: 1) Catamarca, Andalgalá, Ambato, El Rodeo, 1.5 km NE: EU 260483; 2) Catamarca, Choya, 13 km NNW de Andalgalá: EU 260484.

***Akodon tartareus* (n=2).** – BOLIVIA: 1) Tarija, Tapehua: EU 260485; 2) Tarija, 5 km de Estancia Bolívar (21°38'S, 62°34'W): EU 260487

***Akodon dolores* (n=2).** - ARGENTINA: 1) Santiago del Estero, Guasayán, Virgen del Valle, área de campo en carretera 64 entre Santa Catalina and La Puerta Chiquita, EU 260476; 2) Santiago del Estero, Quebrachos, Buena Vista, 15 km NE Va. Ojo de Agua fuera de HWY 13: EU 260475.

***Akodon toba* (n=2).** – PARAGUAY: 1) Sin localidad exacta: AY 273910; 2) Boquerón, Filadelfia Martens (22°20'40" S, 60°01'54" W): KC 841374.

***Akodon dayi* (n=2).** – BOLIVIA: 1) Pando, Remanso (10.56°S, 66.18°W): EU 260477; 2) Santa Cruz, El Refugio, Parque Nacional Noël Kempff Mercado: AY 605059.

***Akodon iniscatus* (n=3).** – ARGENTINA: 1) Rio Negro, Pilcaniyeu, 10 km S Comallo (41.09°S, 70.21°W): AY 273917. CHILE: Aisen, 1 km Coyhaique Alto (45.4833°S, 71.6°W): KC 841337, HM 167769.

***Akodon mimus* (n=1).** – PERU: Puno, 14 km W Yanahuaya (14.26667°S, 69.32974°W): M 35710.

***Akodon subfuscus* (n=2).** – PERU: Arequipa, 15 km S Callalli: M 35695; MUSM 42065.

***Akodon lutescens* (n=2).** – PERU: Puno, 12 km S Santa Rosa (de Ayaviri): M 35693, KY 753936.

***Akodon caenosus* (n=2).** – ARGENTINA: 1) Salta, 1 km ENE de Rodeo Pampa, km 59 de Ruta Provincial N° 7: (GU 189326; 2) Tucumán, aprox. 7 km al NO de la finca de la familia Usandivara, Altos de Medina: GU 189327.

***Akodon boliviensis* (n=3).** – PERU: Puno, 12 km S Santa Rosa (de Ayaviri): M 35691. BOLIVIA: TARIJA, 4.5 km E of Iscayachi (21°29'S, 64°55'W): KC 841361, KC 841367.

***Akodon spegazzinii* (n=2).** – ARGENTINA: 1) Catamarca, El Bolsón: GU 189348; 2) Mendoza, Laguna LLancanelo: HQ 236017.

***Akodon polopi* (n=2).** – ARGENTINA: Córdoba, Pampa de Achala, al E de la antena repetidora de La Posta: GU 189330, GU 189331.

***Akodon sylvanus* (n=1).** – ARGENTINA: Jujuy, Finca El Piquete, márgenes del Río Volcán, aprox. a 5 km del cruce del Río Tamango y la senda maderera: GU 189349.

***Akodon juninensis* (n=1).** – PERÚ: Junín, 22 km N (by road) La Oroya: M 35698.

***Akodon fumeus* (n=2).** – BOLIVIA: Chuquisaca, Rinconada del Bufete (20°49.81'S, 64°22.47'W): AY 605061. ARGENTINA, Jujuy, aprox. 5 km (por ruta) al S de Los Toldos, sobre el camino a Vallecito: GU 189329.

***Akodon kofordi* (n=2).** – PERU: Puno, Agualani, 9 km N Limbani: M 35697, KY 753935).

***Akodon montensis* (n=2).** – PARAGUAY: Paraguari, información desconocida de la localidad: EU 251022, EU 251018.

***Akodon reigi* (n=2).** – URUGUAY: Lavalleja, Paso Averías: AY 195865, EF 621305

***Akodon paranaensis* (n=2).** – BRASIL: 1) Santa Catarina, Urubici: EF101884; 2) Grande Do Sul, Parq. Nac. Aparados da Serra: EF 101882.

***Akodon cursor* (n=2).** – BRASIL: 1) São Paulo, Ilha do Cardoso (25.13°S, 47.97°W): KC 841340; 2) São Paulo, Estação Biológica de Boracéia, Salesópolis: AF 184050.

***Akodon azarae* (n=2).** – PARAGUAY: Paraguari, Costa del río Tebicuary (26°24'S, 57°02'W): DQ 444328. URUGUAY: San José, Kiyu: AY 702964.

***Akodon lindberghi* (n=1).** – BRASIL: Minas Gerais: AF 184057.

***Akodon mystax* (n=2).** – BRASIL: Rio de Janeiro, Arrozal: EF 101875, EF 101878.

***Akodon philipmyersi* (n=2).** – ARGENTINA: Misiones, Posadas, Estancia Santa Inés, Ruta No. 105 km 10 (27°31'32" S, 55°52'19" W): AY 702966, AY 702965.

***Akodon serrensis* (n=2).** – BRASIL: 1) Rio de Janeiro, Vale das Antas, Parque Nacional da Serra dos Órgãos: AY 273908; 2) Santa Catarina, Localidad desconocida: EF 622508.

***Microryzomys minutus* (n=1).** – PERÚ: Cusco, 3 km E Amaybamba (MVZ 173975).

***Thomasomys daphne* (n=1).** – PERÚ: Puno, 9 km N Limbani: AF108673.

Oxymycterus nasutus (EF 661854).

***Thaptomys nigrita* (n=1).** - BRASIL, Minas Gerais, Monte Verde (19°53'S, 41°57'W): EF 206815.

***Necromys lactens* (n=1).** - ARGENTINA: Catamarca, Paclin, 2.4 km al S de la unión entre las rutas 18 y 9 provinciales, sobre ruta prov. No. 18: EU 260470.